



UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À CHICOUTIMI

LA DYNAMIQUE DU ZOOPLANKTON AU LAC SAINT-JEAN

THÈSE

PRÉSENTÉE

COMME EXIGENCE PARTIELLE

DU DOCTORAT EN BIOLOGIE

EXTENSIONNÉE DE

L'UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À MONTREAL

PAR

ALEXANDRA MARION

JUIN 2018

*On ne voit bien qu'avec le coeur. L'essentiel est invisible pour les yeux.*

Antoine de Saint-Exupéry

## REMERCIEMENTS

Parce qu'une thèse est une odyssée, peuplée d'aventures, d'incidents, d'embuches, de rencontres et de tragédies. Cette thèse n'aurait jamais vu le jour sans la présence, la disponibilité, et le soutien d'énormément de personnes alors je tiens à les en remercier.

Je tiens tout d'abord à exprimer ma sincère gratitude à mon directeur Pascal Sirois, merci de m'avoir accueillie dans ton laboratoire et mis à disposition le matériel nécessaires pour mes recherches ainsi que mon co-directeur de thèse Stéphane Plourde, merci de m'avoir fait confiance pour relever le défi de cette thèse. Merci à vous deux pour m'avoir guidée et apportée vos conseils, vos suggestions et commentaires avisés et constructifs, tout au long de cette thèse. Je remercie également Christian Nozais de l'UQAR et Murray Hay pour leurs commentaires dans l'amélioration des manuscrits.

Je remercie également les membres du jury d'évaluation de thèse qui ont accepté d'avoir pris le temps de juger ce manuscrit et d'apporter leurs commentaires et suggestions, Pascal Sirois de l'UQAR, Stéphane Plourde de l'IML ainsi que Gesche Winkler de l'ISMER-UQAR et Andrea Bertolo de l'UQTR pour avoir accepté d'être les examinateurs externes. Merci à Dolors Planas de l'UQAM pour avoir accepté la fonction de présidente de ce jury.

C'est aussi l'occasion pour moi d'adresser mes remerciements à Isabelle Poirier pour son minutieux travail et pour avoir pris le temps de m'avoir fait découvrir le monde de la taxonomie du zooplancton d'eau douce et plus particulièrement des copépodes, un monde plus petit que celui du milieu marin que je connaissais par l'entremise de ma maîtrise. Je tiens également à remercier Milla Rautio qui m'a aidée à conquérir l'art du pliage des cupules d'étain et des filtres à matière organique ainsi que pour tous ces petits trucs et astuces qui ont rendu possible les analyses isotopiques.

Je remercie également toutes les personnes du laboratoire des Sciences Aquatiques de l'UQAC ainsi que celles dont le chemin les y a conduit et qui ont participé aux campagnes d'échantillonnage de 2006, 2007, 2008 et également en 2009 et 2010. Je remercie également Claire Fournier qui a répondu à toutes mes questions, mes demandes en tout genre avec toujours autant de sympathie. L'arrivée dans une nouvelle ville et dans un nouveau pays (même en ayant vécu quelques années à Rimouski) n'est jamais évidente, alors je tiens à remercier Julie Brassard qui par son énorme gentillesse et son grand cœur a permis d'alléger les débuts de cette vie chicoutimienne (merci poulette !). Je tiens également à remercier toutes les personnes croisées en dehors du laboratoire, merci à Carlo, Evelyne et Maxime pour nos discussions « de couloirs ». Un clin d'œil également à Mouadh que j'ai sollicité lors de ces dernières inscriptions pour remplir le fameux « petit papier » du registraire.

Un merci également à Marie et Laure, les naissances de Robinou, Marceau, Fanny et Maud, ont apporté un peu de chaleur à ces dernières années, merci pour vos mots d'encouragement et pour votre soutien pendant ces terribles mois.

Je tiens également à remercier mon amie Béatrice et ses petites aiguilles ainsi que Maître César Noizet pour leurs précieux conseils et nos discussions.

Les remerciements qui suivent, sont en fait des remerciements insolites, mais comme ils ont plus ou moins influencé une partie de cette thèse, je ne pouvais pas ne pas les citer, rompant un peu le côté solennel et monotone de cette thèse. Il est commun de dire que la musique adoucit les mœurs, et bien elle a aussi adouci aussi ces années, compagnon invétéré de lab, de microscope, d'analyses statistiques et de rédaction. Je ne citerai aucun artiste en particulier, aucun album, car il y en a eu beaucoup pendant ces années et je ne voudrais pas heurter la sensibilité musicale de ceux qui liront ce manuscrit.

« *Il n'y a qu'une chose qui puisse rendre un rêve impossible : c'est la peur d'échouer* » Paulo Coelho, l'Alchimiste. Cette phrase résonne en moi depuis des années. C'est pourquoi je tiens à remercier ma famille, mes parents et ma sœur, qui sans leur soutien moral (et également financier) cette odyssée chicoutimienne n'aurait pu exister après l'aventure rimouskoise. Merci pour votre présence même à des milliers de kilomètres après 12 ans passés au Québec. Votre force de conviction dans mes moments de doute m'a permis de surmonter mes angoisses, mes doutes et restaurer ma motivation quand elle était au plus bas pour poursuivre cette aventure. Je vous remercie de m'avoir soutenu dans mes choix depuis toutes ces années. Je vous ai toujours senti à mes côtés et pour cela je ne peux vous exprimer que mon amour et vous dire combien je vous aime. Pendant ce doctorat, il y a eu des moments de vie très difficiles que vous avez affrontés sans que je sois à vos côtés. Je sais que l'attente a été plus que longue et surtout ces derniers mois sans mon aide. Mon odyssée est finie, je rentre maintenant au port, voiles déployées et chargées de tout le courage et l'énergie nécessaire pour reprendre et continuer le combat à vos côtés. Je resterai discrète en écrivant ces simples lignes. Merci à toi, maman, à cette femme et cette mère que tu es, tellement courageuse et dévouée cœur et âme. Merci à toi, papa, à cet homme et ce père que tu es et que tu as été, dévoué pour sa femme et ses deux filles. Un Homme dans tout le sens du terme et un de ces hommes qui sont devenus si rare à notre époque. Ton courage, ta force m'ont démontré une fois encore l'importance de l'amour de notre famille. Merci à vous deux d'être des parents et des êtres aussi exceptionnels. À ma sœur adorée Barbara, que j'aime tant, ma Jackie girl, mon amie, ma confidente, mon âme sœur avec qui j'ai partagé mes périodes de détresse et de bonheur. Tu as toujours été présente à mes côtés de jour comme de nuit m'apportant chaleur et réconfort dans les moments de solitude. Merci à toi, ma grande sœur pour ton dévouement sans faille (car même si tu détestes l'avion, tu as toujours traversé un océan pour que nous puissions nous retrouver), pour toutes nos longues discussions, réflexions sur tout et rien qui ont quelques fois apporté des solutions. Merci de m'avoir aidé à aller jusqu'au bout, merci de ton enthousiasme

pour mon travail, merci de ta tendresse, de ton affection, de ton amour que nos parents ont su nous transmettre.

Par-delà l'impensable et au-delà de l'inacceptable, l'inimaginable est arrivé. À la date où j'écris ces mots, les yeux brûlés par cette lave incolore, je n'aurai jamais pensé à devoir réécrire ces quelques lignes, et encore moins à l'imparfait. À l'heure où valsent ces mots, le passé composé et le passé simple ne composent pas cette douce mélodie qui chuchotent délicatement aux oreilles à la ligne d'arrivée mais rappellent ô combien plutôt les souvenirs qui écorchent violemment le cœur meurtri. Je n'aurai jamais pensé pouvoir autant détester l'imparfait. Parce qu'il faut trouver les mots, tout court, trouver les mots justes pour vous faire honneur. De trouver cette retenue, sachant que vous ne lirez jamais ces lignes et qu'au fond de soi, nous gardons nos plaies qui font hurler le silence chaque soir. À ma sœur d'âme, écrire à quel point tu me manques est un doux euphémisme car il n'existe aucun mot capable de décrire la profondeur de ce que je ressens. Manquer est un verbe bien fade, sans consistance, sans profondeur, sans rien qui corresponde à toute cette furie, cet ouragan d'émotions qui me traverse dès que j'entends ton prénom, dès qu'une photo de toi se glisse sous mes yeux. Mes yeux essaient de rester forts et mon regard essaie de rester impassible devant le monde qui nous entoure, devant ceux qui ne nous connaissent pas, mais ô combien mon cœur meurtri à tout jamais de t'avoir perdu mon amour...pour toujours. Même si le temps continue d'étreindre la vie, il manque un temps à nos vies, à tout jamais. Tout un pan de nos vies qui s'écroulent et dont les ruines resteront à jamais des gravats. Il est de ces émotions silencieuses car étouffées par leurs propres poids, cachées, encreées à tout jamais en nous qui vous laissent intérieurement ce chaos indescriptible. Sentir à travers ce silence cette douleur diffuse et omniprésente malgré le temps qui passe. Mon cœur saigne, mon cœur pleure, mon cœur a mal...

Je garde tout de cette vie future que nous ne partagerons pas, je la garde pour moi parce qu'où que je sois il y aura toujours toi. Tu étais mon âme sœur, ma meilleure amie, cette personne qui me connaissait par cœur. Tes adieux toujours déchirant à

l'aéroport et tes larmes à mon retour. Nous étions de ces sœurs, ces êtres inséparables séparés. Jamais l'une sans l'autre. Nos conversations sur le ciné, les scénarios, la musique, les bouquins, ont cessé, tout comme nos conversations philosophiques nocturnes et tes petits mots de toi à moi laissés par-ci, par-là sur la toile ou sur du papier. Je ne t'entends plus, je ne rigole plus... nos fous-rires à jamais disparus dans les limbes de ma mémoire (même s'ils avaient déjà cessé depuis longtemps avec les maladies de papa). Je pense à toutes ces choses que nous devons faire après ce doctorat parce que le faire toute seule à quoi bon, pour nous à deux c'était mieux, c'était partager ces moments, ces petits riens qui font se sentir bien, qui font se sentir mieux, qui font se sentir heureux (ciné, concerts, voyages...). Nous nous disions souvent « un jour, nous irons...un jour, nous ferons... ». Tout cela m'a été enlevé... Tu nous as été enlevée brutalement par ces personnes qui osent prêter le serment d'Hippocrate sans en mesurer les conséquences tragiques lorsqu'elles ne le respectent et ne l'appliquent pas. Ce sont nos rêves qu'on nous a volés, ces rêves qui m'ont été violemment arrachés, ces rêves avec toi de construire, de vivre nos vies ensemble, plus jamais l'une sans l'autre, de vieillir ensemble...

Cet amour sororal inconditionnel, incommensurable et fusionnel depuis le berceau faisait qu'on était nous. Cette partie de toi qui faisait que j'étais moi est partie en cendres. En moi, il me manque toi. Alors comment retrouver le sens de tout ce qui avait un sens pour nous ? Parce qu'il y a maintenant ce vide dans mon cœur... parce derrière mon visage, il y aura toujours ces plaies, ces cicatrices que rien, ni personne ne saura panser et qui ne se refermeront jamais. Tu ne m'appelleras plus ou n'éciras plus mon A ou mon ange comme tu en avais l'habitude ...maintenant mon ange c'est toi, mon alter ego.

L'agonie des personnes que l'on aime du plus profond de nous est la pire des tortures à vivre de nos existences. Ça, on n'oublie pas, ça ne s'oublie pas.

Je te porterai à jamais et pour toujours dans mon cœur.

Je porterai papa à jamais et pour toujours dans mon cœur.

Merci à vous deux de m'avoir tant aimée.



Avec les mots, avec l'amour, j'ai essayé de coucher les maux avec des mots d'amour.  
Je vous dédie à tous les trois, avec tout mon amour, ce travail.

Je conclurai en reprenant cette phrase de Jane Austen « Qui sourit n'est pas toujours heureux. Il y a des larmes dans le cœur qui n'atteignent pas les yeux » et également par la maxime de Luc de Clapiers, marquis De Vauvenargues « La patience est l'art d'espérer ».

## DÉDICACE

à mon père,  
à ma sœur Barbara,  
à ma mère

*Il y a des larmes qui ne cessent jamais de couler,  
Des vides qui ne se combleront pas,  
Des souvenirs que rien n'efface,  
Et des personnes qu'on ne remplace jamais.  
Les sourires reviennent...  
mais uniquement pour masquer la peine.*

*On a des mots pour dire une peine légère,  
Mais les grandes douleurs ne savent que se taire.*

Sénèque

## AVANT-PROPOS

Cette thèse est constituée de cinq sections dont la première et la dernière section constituent l'introduction et la conclusion générale de la thèse. Le cœur de la thèse se compose des trois chapitres qui suivent et sont présentés sous forme d'articles scientifiques :

Chapitre I: Marion A, Sirois P, Plourde S. Seasonal and spatial dynamics of the crustacean zooplankton community in a large boreal oligotrophic reservoir;

Chapitre II: Marion A, Plourde S, Sirois P. Mortality and recruitment in two copepod populations in a subarctic oligotrophic reservoir and environmental forcing;

Chapitre III: Marion A, Nozais C, Sirois P, Plourde S. Intraguild predation within the zooplankton community of a large boreal reservoir.

Le Chapitre I se concentre sur la dynamique de la structure saisonnière et spatiale de la communauté de crustacés zooplanctoniques du lac Saint-Jean. Il a mis en évidence les deux principales espèces de copépodes du lac (un calanoïde et un cyclopoïde) ainsi que l'importance de ces deux espèces et d'une espèce de cladocère dans les assemblages saisonniers et spatiaux. Ce chapitre sera soumis pour publication dans la revue *Hydrobiologia*. Après avoir déterminé les deux principales espèces de copépodes du lac, le Chapitre II s'est ensuite intéressé à la dynamique de population de ces deux espèces en effectuant une analyse démographique. La mortalité, la survie ainsi que le recrutement de ces deux espèces ont été analysés en utilisant une méthode employée en océanographie, mais encore non appliquée à ce jour en limnologie pour déterminer le taux de mortalité journalier, l'analyse transversale (en terminologie anglaise « vertical life table »). Le contrôle de la dynamique de ces deux populations diffère suivant les espèces et dépend de facteurs environnementaux abiotiques et biotiques (température, biomasse phytoplanctonique, prédation, compétition). Ce chapitre a été publié dans la revue *Journal of Plankton Research*. Ensuite, le Chapitre III a vérifié la

présence de prédation intraguilde dans l'écosystème pélagique du lac Saint-Jean, évoqué comme facteur contrôlant la dynamique des deux principales populations de copépodes dans le Chapitre II. À l'aide d'analyses isotopiques, ce chapitre a déterminé la présence de prédation intraguilde au sein du réseau trophique pélagique du lac Saint-Jean ainsi que les différents protagonistes impliqués dont les deux principales espèces de copépodes du lac (prédateurs et proies intraguildes). Ce chapitre sera soumis pour publication dans la revue *Journal of Plankton Research*.

La thèse a été subventionnée par une bourse de Recherche et Développement coopérative du Conseil de Recherche en Sciences naturelles et Génie du Canada et par la Corporation de LACTivité Pêche Lac-Saint-Jean. Elle contribue au projet de recherche sur la capacité de support pour l'éperlan arc-en-ciel dans le lac Saint-Jean dans le but d'accroître la production de ouananiche dans le lac. Les résultats obtenus à travers cette étude ont abouti à la publication référencée suivante :

Sirois, P., Marion, A., Plourde, J., *et al.* (2011) Carrying capacity of Lake Saint-Jean for rainbow smelt. In: Enterline, C.; Wood, C.; Mills, K.; Chase, B. C.; Verreault, G.; Fisher, J. and Ayers, M. H. (eds) *Proceedings of the Fourth North American workshop on rainbow smelt*. Maine Department of Marine Resources, New Hampshire Department of Fish and Game and Massachusetts Division of Marine Fisheries, Portland, Maine., pp. 84.

Les analyses de chlorophylle *a* ont été réalisées au laboratoire de Christian Nozais de l'Université du Québec à Rimouski (UQAR) au Département de biologie et centre d'études nordiques. Les échantillons isotopiques de 2008 ont été analysés au laboratoire de chimie marine et spectrométrie de masse (LCM-S) de l'Institut des Sciences de la Mer de Rimouski (ISMER) de l'Université du Québec à Rimouski (UQAR). Les échantillons de zooplancton de 2006 et 2007 ont été traités au Laboratoire des Sciences Aquatiques de l'Université du Québec à Chicoutimi (UQAC) par Isabelle

Poirier. J'ai pris part à la moitié de l'échantillonnage isotopique en 2008 ainsi qu'au tri à la main des organismes zooplanctoniques et leur identification. J'ai préparé tous les échantillons (zooplancton, larves de poisson et matière organique) en vue de leurs analyses isotopiques. La lyophilisation de ces échantillons a eu lieu à l'Université du Québec à Chicoutimi (UQAC) au laboratoire de recherche en chimie des produits naturels. J'ai également réalisé l'ensemble des analyses statistiques. Les conseils et la supervision de mon directeur et co-directeur de thèse, Pascal Sirois et Stéphane Plourde, tout au long de cette thèse ont permis l'élaboration de ce manuscrit. Christian Nozais a également collaboré à cette thèse en tant que coauteur dans le troisième article. L'utilisation de données extérieures à la thèse est mentionnée dans le chapitre concerné.

## TABLES DES MATIÈRES

AVANT-PROPOS .....	x
TABLES DES MATIÈRES.....	xii
LISTES DES FIGURES.....	xvii
LISTES DES TABLEAUX.....	xxii
LISTE DES ABRÉVIATIONS .....	xxiv
RÉSUMÉ ET MOTS-CLÉS.....	xxv
ABSTRACT AND KEYWORDS .....	xxvii
INTRODUCTION .....	1
Dynamique du zooplancton.....	1
Température.....	4
Phytoplancton .....	5
Microzooplancton .....	8
Prédation extragilde ou classique.....	9
Prédation intragilde .....	11
Compétition .....	14
Étude de la dynamique de population : tables de vie.....	16
Isotopes stables dans la dynamique des écosystèmes .....	18
Le lac saint-jean .....	20
Problématique.....	25
Objectifs de la thèse .....	26
Portée de l'étude .....	28
CHAPITRE I	
SEASONAL AND SPATIAL DYNAMICS OF THE CRUSTACEAN ZOOPLANKTON COMMUNITY IN A LARGE BOREAL OLIGOTROPHIC RESERVOIR.....	29
1.1 Résumé.....	30
1.2 Abstract .....	31

1.3	Introduction .....	32
1.4	Methods and materials .....	35
1.4.1	Study site .....	35
1.4.2	Sample collection .....	36
1.4.3	Laboratory procedures .....	37
1.4.4	Data analysis .....	38
1.5	Results .....	39
1.5.1	Crustacean zooplankton community characteristics and seasonal patterns .....	39
1.5.2	Environmental conditions .....	42
1.5.3	Zooplankton assemblages in environmental groups .....	47
1.5.4	Spatial variation in zooplankton assemblages .....	54
1.6	Discussion .....	61
1.6.1	Crustacean zooplankton community of Lake Saint-Jean .....	61
1.6.2	Seasonal patterns of zooplankton community and interannual variability .....	61
1.6.3	Influence of the thermal stratification on zooplankton community .....	65
1.7	Conclusion .....	68
1.8	Acknowledgements .....	68
1.9	Funding .....	69
CHAPITRE II		
MORTALITY AND RECRUITMENT IN TWO COPEPOD POPULATIONS IN A SUBARCTIC OLIGOTROPHIC RESERVOIR AND THE INFLUENCE OF ENVIRONMENTAL FORCING .....		70
2.1	Résumé .....	71
2.2	Abstract .....	72
2.3	Introduction .....	73
2.4	Method .....	75
2.4.1	Study site .....	75
2.4.2	Field sampling .....	76
2.4.3	Laboratory procedures .....	77

2.4.4 Data analysis .....	78
2.4.4.1 Estimation of stage duration .....	78
2.4.4.2 Egg production rate measurements .....	81
2.4.4.3 Mortality, survival and recruitment estimations .....	81
2.4.4.4 Statistical analyses .....	83
2.5 Results .....	84
2.5.1 Seasonal patterns of environmental conditions, nauplii and copepod communities .....	84
2.5.2 Stage-specific mortality rates and survival in cyclopoid and calanoid populations .....	87
2.5.3 Daily stage-specific recruitment patterns .....	89
2.5.4 Seasonal patterns in population recruitment to late naupliar stages .....	91
2.5.5 Relationships between abundance of early stages, PopEpr and recruitment rate .....	93
2.5.6 Relationships between mortality in early stages and environmental conditions .....	95
2.6 Discussion .....	97
2.6.1 Stage-specific mortality in the two species .....	97
2.6.2 Environmental factors and mortality in early stages of the two species .....	98
2.6.3 Control on recruitment for the two copepod species .....	100
2.6.4 Limits of the mortality estimation .....	101
2.7 Conclusion .....	102
2.8 Acknowledgements .....	103
2.9 Funding .....	103
2.10 Supplementary information .....	103
CHAPITRE III	
INTRAGUILD PREDATION WITHIN THE ZOOPLANKTON COMMUNITY OF A LARGE BOREAL RESERVOIR .....	104
3.1 Résumé .....	105
3.2 Abstract .....	106



3.3	Introduction.....	107
3.4	Methods.....	110
3.4.1	Study site.....	110
3.4.2	Sampling .....	111
3.4.3	Sample processing .....	112
3.4.4	Stable isotope analyses .....	113
3.4.5	Trophic level and dietary contribution.....	114
3.4.6	Data analyses.....	115
3.5	Results.....	115
3.5.1	Physicochemical environment.....	115
3.5.2	Pelagic food web structure and spatio-temporal variability.....	117
3.5.3	Trophic level .....	122
3.5.4	Potential food sources and dietary contribution .....	124
3.6	Discussion .....	128
3.6.1	Pelagic food web structure and within-lake variability .....	128
3.6.2	Omnivory in the pelagic food web .....	132
3.6.3	Trophic links .....	133
3.6.4	Intraguild predation in the pelagic food web through stable isotope analysis.....	136
3.7	Conclusion.....	138
3.8	Acknowledgements.....	139
3.9	Funding .....	140
	DISCUSSION ET CONCLUSION .....	141
	Dynamique du zooplancton du lac saint-jean.....	141
	La communauté de crustacés zooplanctoniques du lac .....	141
	Saisonnalité de la communauté de crustacés zooplanctoniques .....	142
	Variabilité spatiale de la communauté de crustacés zooplanctonique .....	144
	Allochtonie et omnivorie, caractéristiques du réseau trophique.....	146
	Mortalité stade-spécifique dans les deux populations de copépodes .....	148

Facteurs environnementaux et mortalité des jeunes stades des deux populations de copépodes.....	149
Contrôle du recrutement des deux populations de copépodes.....	152
Conclusion.....	153
Perspectives de recherche.....	156
Temps de développement ontogénique et production d'œufs .....	156
Taux d'ingestion et impact de la prédation intragilde .....	157
Allochtonie, ressources et consommateurs du réseau trophique à une échelle plus fine.....	159
Récurrence et série temporelle à long terme.....	161
BIBLIOGRAPHIE .....	164

## LISTES DES FIGURES

Fig. 1.	Réseau trophique d'un écosystème aquatique (d'après CARRTEL).....	1
Fig. 2.	Cycle de développement d'un copépode présentant les six stades naupliens et les six stades copépodites.....	3
Fig. 3.	Schéma de la configuration de prédation intraguilde avec cannibalisme impliquant une population de copépodes cyclopoïdes ( <i>Mesocyclops edax</i> ), une population de cladocères ( <i>Daphnia pulex</i> ) et leur ressource commune (ressource algale). Les flèches représentent la relation d'alimentation proie vers consommateur-prédateur (modifié de Toscano <i>et al.</i> 2016).....	12
Fig. 4.	Carte bathymétrique du lac Saint-Jean (Plourde-Lavoie et Sirois, 2017).....	21
Fig. 5.	Bassin versant du lac Saint-Jean et ses principaux sous-bassins (tirée du Musée du fjord) et localisation du lac Saint-Jean et de son bassin versant dans l'Est du Canada.....	23
Fig. 6.	Territoire de l'aire faunique communautaire du lac Saint-Jean (CLAP).....	24
Fig. 1.1.	(A) Lake Saint-Jean, in the south-central Québec, Canada. (B) Sampling locations with symbols representing their isobaths (● < 4 m, ■ ≈ 10 m and ▲ > 20 m), isobaths, the main inflowing rivers and the two outflowing branches (Grande Décharge, Petite Décharge). .....	36
Fig. 1.2.	Abundances ( $10^3 \text{ ind} \cdot \text{m}^{-2}$ ) of the four main zooplankton species of Lake Saint-Jean in (A) 2006 and (B) 2007. Seasonal variations of temperature ( $^{\circ}\text{C}$ ) and chlorophyll <i>a</i> biomass ( $\text{mg} \cdot \text{m}^{-3}$ ) in (C) 2006 and (D) 2007. Values represent the mean $\pm$ standard error. ....	42
Fig. 1.3.	Dendrograms from the complete linkage hierarchical cluster analyses of the environmental data in (A) 2006 and (B) 2007. Bold lines indicate significant groups according to the SIMPROF test ( $p < 0.05$ ). Samples are labelled according to sampling date. Capital letters correspond to the environmental groups discussed in the text and Table 1.2.....	44
Fig. 1.4.	Average abundance of zooplankton taxa in the zooplankton assemblages of the environmental groups in (A) 2006 and (B) 2007. Only species accounting for > 0.10% of the total abundance of the zooplankton community are represented. Standard errors are shown. ....	48

- Fig. 1.5. Non-metric multidimensional scaling (nMDS) ordination plots based on Bray-Curtis dissimilarity matrix of transformed crustacean zooplankton abundance in (A) 2006 and (B) 2007. Symbols represent the environmental groups defined by cluster analyses (triangles = Group A, circles = Group B and squares = Group C). .....50
- Fig. 1.6. Average abundance of zooplankton taxa in the zooplankton assemblages of the unstratified and stratified zones in (A) 2006 and (B) 2007. Only species accounting for > 0.10% of the total abundance of the zooplankton community are represented. Standard errors are shown. ....55
- Fig. 1.7. Non-metric multidimensional scaling (nMDS) ordination plots based on Bray-Curtis dissimilarity matrix of transformed crustacean zooplankton abundance in (A) 2006 and (B) 2007 illustrating the effect of thermal stratification. Symbols represent stations with an unstratified (black squares) and a stratified (white squares) water column. ....57
- Fig. 2.1. (A) Map showing Lake Saint-Jean in Quebec, Canada. (B) Location of sampling stations on Lake Saint-Jean with symbols representing their isobaths (● < 4 m, ■ ≈ 10 m and ▲ > 20 m). .....76
- Fig. 2.2. Seasonal variations of (A) temperature (°C); (B) chlorophyll *a* concentration (mg m<sup>-3</sup>), (C) cyclopoid and (D) calanoid nauplii total abundance (1000 ind m<sup>-2</sup>); total abundance (1000 ind m<sup>-2</sup>) for (E) copepodite stages C1–C5 and (F) adult females of *D. bicuspidatus thomasi*; total abundance (1000 ind m<sup>-2</sup>) for (G) copepodite stages C1–C5 and (H) adult females of *L. ashlandi*. Open circles represent 2006 data, closed circles represent 2007 data. Values represent the monthly average ± standard error (averaged over all sampling stations). .....86
- Fig. 2.3. (A) Daily stage-specific mortality rates (d<sup>-1</sup>) for *D. bicuspidatus thomasi* and (B) for *L. ashlandi*. (C) Proportions surviving through stage pairs from eggs to copepodite for *D. bicuspidatus thomasi* and (D) for *L. ashlandi* during their respective growing seasons in 2006 (○) and 2007 (●). Mortality rates in C4–C5 and proportions surviving through C4–C5 of *D. bicuspidatus thomasi* were not estimated as the C4 copepodite stage goes into diapause. Mortality rates in C5–C6 and proportions surviving through C5–C6 were not estimated as experimental results in the published literature stopped at C5. Values represent the mean ± standard error (averaged over sampling stations). .....88
- Fig. 2.4. Stage-specific daily recruitment rate (ind m<sup>-2</sup> d<sup>-1</sup>) during the ontogenetic development of (A) *D. bicuspidatus thomasi* and (B) *L. ashlandi* during their respective growing seasons in 2006 (open circle) and 2007 (closed circle). Values represent the mean ± standard error (averaged over sampling stations). .....90

- Fig. 2.5. Seasonal variations for *D. bicuspidatus thomasi* and *L. ashlandi*, respectively for (A, B) population EPR (1000 eggs m<sup>-2</sup> d<sup>-1</sup>), (C, D) daily mortality rates of Egg-N3 (d<sup>-1</sup>), (E, F) the proportion surviving from egg to N3, (G, H) daily recruitment from egg to N3 and (I, J) the abundance of N4–N6 (1000 ind m<sup>-2</sup> d<sup>-1</sup>) during 2006 (open circle) and 2007 (closed circle). Values represent the monthly average  $\pm$  standard error (averaged over sampling stations)..... 92
- Fig. 2.6. Relationships between the abundance of N4–N6 nauplii of *D. bicuspidatus thomasi* and (A) population egg production rates (PopEpr) and (B) recruitment of N3. Relationships between the abundance of N4–N6 nauplii of *L. ashlandi* and (C) population egg production rates (PopEpr) and (D) recruitment of N3. Lines represent results from linear regressions for 2006 (dashed line) and 2007 (black line). ..... 94
- Fig. 3.1. (A) Map of study area showing the geographic location of Lake Saint-Jean, Quebec, Canada and (B) the sampling station locations. .... 111
- Fig. 3.2. Biplot of  $\delta^{15}\text{N}$  and  $\delta^{13}\text{C}$  signatures (‰) of cladocerans, copepods and fish larvae at stations East (a and b) and West (c and d) of Lake Saint-Jean during the periods of May–July (a and c) and August–October (b and d). Each symbol, defined in the legend, represents a mean  $\pm$  standard deviation. .... 118
- Fig. 3.3. Ranking of isotopic signatures in (a and b) carbon and (c and d) nitrogen for zooplankton and fish larvae of Lake Saint-Jean at Station East. Each symbol represents the mean  $\pm$  standard deviation. Abbreviations correspond to species: B. s = *Bosmina* sp., D. s = *Daphnia* spp., H. g = *Holopedium gibberum*, L. k = *Leptodora kindtii*, Ca = calanoid, Cy = cyclopoid, E. l = *Epischura lacustris*, L. a = *Leptodiaptomus ashlandi*, L. m = *Limnocalanus macrurus*, C. s = *Cyclops scutifer*, D. b. t = *Diacyclops bicuspidatus thomasi*, M. e = *Mesocyclops edax* and O. m = *Osmerus mordax*. .... 120
- Fig. 3.4. Ranking of isotopic signatures in (a and b) carbon and (c and d) nitrogen for zooplankton and fish larvae of Lake Saint-Jean at Station West. Each symbol represents the mean  $\pm$  standard deviation. Abbreviations correspond to species: B. s = *Bosmina* sp., D. s = *Daphnia* spp., H. g = *Holopedium gibberum*, L. k = *Leptodora kindtii*, Ca = calanoid, Cy = cyclopoid, E. l = *Epischura lacustris*, L. a = *Leptodiaptomus ashlandi*, L. m = *Limnocalanus macrurus*, D. b. t = *Diacyclops bicuspidatus thomasi*, M. e = *Mesocyclops edax* and O. m = *Osmerus mordax*. .... 121

- Fig. 3.5. Contribution of different food sources to the diet of the copepods *D. bicuspidatus thomasi* and *L. ashlandi* at stations East (a and c, respectively) and West (b and d, respectively) of Lake Saint-Jean from May–July. Shaded boxes, from dark to light grey, represent the 50, 75 and 95% Bayesian credibility intervals for estimates derived from SIAR. Contributions were significant when the minimal contribution was superior to 0%..... 125
- Fig. 3.6. Contribution of different food sources to the diet of copepods *E. lacustris* and cladoceran *L. kindtii* at stations East (a and c, respectively) and West (b and d, respectively) of Lake Saint-Jean from May–July (light grey scale) and August–October (dark grey scale). Shaded boxes, from dark to light grey, represent the 50, 75 and 95% Bayesian credibility intervals for estimates derived from SIAR. Contributions were significant when the minimal contribution was superior to 0%..... 127
- Fig. 3.7. Contribution of different food sources to the diet of fish larvae (*O. mordax*) at stations East (a) and West (b) of Lake Saint-Jean during the period of May–July. Shaded boxes, from dark to light grey, represent the 50, 75 and 95% Bayesian credibility intervals for estimates derived from SIAR. Contributions were significant when the minimal contribution was superior to 0%. ..... 128

## LISTES DES TABLEAUX

Table 1.1. Contribution of taxa (%) to the crustacean zooplankton community of Lake .....	41
Table 1.2. Summary of 2006 and 2007 mean temperature (°C), chlorophyll <i>a</i> biomass (mg·m <sup>-3</sup> ), zooplankton taxa abundance (10 <sup>3</sup> ind·m <sup>-2</sup> ) and diversity indices for the environmental groups derived from cluster analyses. Values represent the mean ± standard error. Asterisks indicate significant differences between the groups.....	45
Table 1.3. Summary of 2006 and 2007 mean temperature (°C), chlorophyll <i>a</i> biomass (mg·m <sup>-3</sup> ), YOY rainbow smelt (ind·1000 m <sup>-2</sup> ), zooplankton taxa abundance (10 <sup>3</sup> ind·m <sup>-2</sup> ) and diversity indices in unstratified and stratified zones. Values represent the mean ± standard error. Asterisks indicate significant differences between the two zones. YOY rainbow smelt were not sampled at all the sampling events.....	46
Table 1.4. Relative contribution in 2006 and 2007 of crustacean zooplankton species to the environmental groups, defined by cluster analyses. Relative contributions based on SIMPER analysis and mean abundance (10 <sup>3</sup> ind m <sup>-2</sup> ).....	52
Table 1.5. Average dissimilarity (%) in 2006 and 2007 of crustacean zooplankton assemblages between environmental groups, defined by cluster analyses, showing the specific (%) and cumulative contribution (%) of the dissimilarity. ....	53
Table 1.6. Relative contribution in 2006 and 2007 of crustacean zooplankton species to spatial groups (unstratified and stratified) based on SIMPER analysis and mean.....	59
Table 1.7. Average dissimilarity (%) in 2006 and 2007 of crustacean zooplankton assemblages between spatial groups (unstratified and stratified) showing the specific (%) and cumulative contribution (%) of the dissimilarity.....	60
Table 2.1. Monthly average stage durations for nauplii and copepodites of <i>D. bicuspidatus thomasi</i> and <i>L. ashlandi</i> (average over all sampling dates).....	80
Table 2.2. Statistical results of the multiple regression model of Egg-N3 mortality for <i>D. bicuspidatus thomasi</i> versus multiple environmental variables for the growing seasons in 2006 and 2007.....	96

Table 2.3. Statistical results of the multiple regression model of Egg-N3 mortality for <i>L. ashlandi</i> versus multiple environmental variables for the growing seasons in 2006 and 2007.....	96
Table 3.1. Environmental characteristics for the two sampling stations from Lake Saint-Jean (mean $\pm$ standard deviation on the whole water column) during the periods of May–July (a) and August–October 2008 (b). Asterisks indicate significant differences between the two periods at both stations and the two stations at both periods (Mann-Whitney tests).....	116
Table 3.2. Average trophic levels ( $\pm$ SD) of cladocerans, copepods and fish larvae at each station during the periods of May–July and August–October. Letters beside the calculated trophic level indicate results of post hoc Tukey tests. Species sharing the same letter have trophic levels that are not significantly different. ....	123



## LISTE DES ABRÉVIATIONS

$A_i$	abondance des copépodites de stade $i$
$A_{Ni}$	abondance des nauplii de stade $i$
Chl $a$	chlorophylle $a$
D	temps de développement embryonnaire
Dc	temps de développement total des copépodites
Dn	temps de développement total des nauplii
$D_{Ni-Ni+1}$	temps de développement des nauplii de stades combinés $i$ et $i+1$
DO	dissolved oxygen
DOM	dissolved organic matter
EPR	egg production rate
LSJ	lac Saint-Jean
m	mortality rate
MOP	matière organique particulaire
PopEpr	daily population egg production
POM	particulate organic matter
$R_{i+1}$	stage-specific recruitment rates of copepod stage $i + 1$
$S_{i,i+1}$	survival of individuals through the stage pair $i$ and $i + 1$
TL	trophic level
VLT	vertical life table
YOY	young-of-the-year

## RÉSUMÉ ET MOTS-CLÉS

La pêche commerciale et sportive sont importantes au Canada et ont d'importantes répercussions socio-économiques. Le lac Saint-Jean, lac naturel contrôlé par une retenue, est réputé pour sa pêche sportive à la ouananiche (saumon d'eau douce *Salmo salar*), également au doré jaune (*Sander vitreus*) et à la lotte (*Lota lota*). Le lac abrite la plus importante population de ouananiches en Amérique du Nord. Dès lors, il est devenu un attrait écotouristique important pour la région du Québec. Le zooplancton joue un rôle essentiel dans les écosystèmes aquatiques puisqu'il permet le transfert d'énergie de la production primaire vers les niveaux trophiques supérieurs. La productivité de la ouananiche, du doré jaune et de la lotte dépendent de celle de l'éperlan arc-en-ciel (*Osmerus mordax*), poisson fourrage du lac. Le lien entre ces espèces et l'éperlan est bien connu toutefois très peu d'études se sont intéressées à la relation entre l'éperlan arc-en-ciel et le zooplancton. Ces études ont montré que les larves d'éperlan pouvaient consommer de 60 à 70% par jour de leur masse corporelle au début de l'été et que leur diète était constituée de cladocères et de copépodes. Malgré l'importance du zooplancton pour ces larves, les connaissances sur le zooplancton du lac sont très limitées. Pour mieux comprendre le fonctionnement du système aquatique, il est fondamental de prendre en considération l'étude de la dynamique des populations zooplanctoniques du lac et de connaître les forces environnementales régissant le contrôle de ces populations.

L'objectif de cette thèse était d'étudier la dynamique du zooplancton de ce réservoir oligotrophe du Bouclier boréal canadien. Cette étude visait à définir la dynamique du zooplancton du lac et également identifier les différents facteurs environnementaux interagissant sur cette dynamique.

Pour étudier cette dynamique, un échantillonnage synoptique de zooplancton et de différentes variables environnementales a été réalisé de mai à octobre (période d'eau libre de glace) pendant deux années consécutives (2006 et 2007) afin d'étudier la dynamique de la structure saisonnière et spatiale de la communauté de crustacés zooplanctoniques ainsi que les processus ascendants et descendants contrôlant la dynamique de population des deux principales espèces de copépodes du lac. Un échantillonnage a été réalisé en 2008 à deux stations pendant cette période (mai à octobre) pour mettre en évidence les relations trophiques à l'intérieur de l'écosystème pélagique du lac à l'aide des isotopes stables de carbone et d'azote.

Les résultats ont tout d'abord montré que la communauté de crustacés zooplanctoniques du lac était dominée par deux copépodes *Leptodiptomus ashlandi* (calanoïde) et *Diacyclops bicuspidatus thomasi* (cyclopoïde). Cette communauté a révélé un changement saisonnier qui différait entre les deux années due principalement aux différents patrons d'abondance de *L. ashlandi*. Cette variabilité interannuelle peut être vraisemblablement expliquée par la prédation des vertébrés (jeunes de l'année

d'éperlan arc-en-ciel *Osmerus mordax*) et la variabilité interannuelle dans la période de floraison printanière phytoplanctonique. La communauté de crustacés zooplanctoniques variait également spatialement avec une abondance d'organismes zooplanctoniques plus importante dans les zones stratifiées comparé aux zones non stratifiées, une conséquence probable d'une prédation des vertébrés de jeunes de l'année d'éperlan arc-en-ciel plus élevée dans les zones pélagiques peu profondes du lac.

L'étude démographique de ces deux principales populations de copépodes par analyse transversale a ensuite montré que, pendant la période de croissance de chaque espèce, *D. bicuspidatus thomasi* avait des taux de mortalité journaliers plus élevés pendant la métamorphose (N6–C1) alors que *L. ashlandi* avait des taux de mortalité journaliers plus élevés pendant les stades naupliens. Le recrutement journalier différait également pour les deux espèces avec une plus grande perte de la population chez les jeunes stades du calanoïde. Les résultats ont suggéré que le recrutement du cyclopoïde était contrôlé par la reproduction (processus ascendant) alors que celui du calanoïde était gouverné par la reproduction et la mortalité (processus ascendant et descendant) bien qu'également influencé par la dynamique saisonnière de la biomasse phytoplanctonique. Pendant la période de croissance, le cannibalisme influençait la mortalité des jeunes stades du cyclopoïde alors que la température, la biomasse phytoplanctonique, la compétition et le cannibalisme influençaient différemment la mortalité des jeunes stades du calanoïde suivant les deux années.

Les signatures isotopiques des organismes zooplanctoniques et des larves d'éperlan ont enfin montré que, de mai à juillet, la plupart des composants du réseau trophique pélagique du lac Saint-Jean dépendait de la matière organique particulaire autochtone bien que certains organismes dépendaient de sources allochtones. Entre août et octobre, le réseau trophique pélagique dépend seulement de sources autochtones. Ce réseau trophique pélagique est caractérisé par une omnivorie prépondérante impliquant des liens trophiques complexes. Les résultats provenant d'un modèle de mélange basé sur l'analyse d'isotopes stables ont suggéré la présence de prédation intragilde et de cannibalisme au sein de la communauté zooplanctonique. Ces résultats supportent ainsi les différents facteurs impliqués dans la mortalité des jeunes stades des deux principales espèces de la communauté de crustacés zooplanctoniques du lac.

L'étude souligne ainsi l'importance de prendre en considération les interactions entre les processus ascendants et descendants gouvernant la dynamique des populations de copépodes et offre un aperçu de la complexité des liens trophiques à l'intérieur de l'écosystème pélagique du lac Saint-Jean.

Mots-clés : cannibalisme, dynamique des populations zooplanctoniques, isotopes stables, lac Saint-Jean, mortalité stade-spécifique, omnivorie, prédation intragilde, recrutement, réseau trophique, structure des communautés zooplanctoniques

## ABSTRACT AND KEYWORDS

The commercial and recreational fisheries are important activities in Canada and have a major socio-economic impact. Lake Saint-Jean is known for its recreational fishing of landlocked Atlantic salmon (*Salmo salar*), also walleye (*Sander vitreus*) and burbot (*Lota lota*). The lake has the largest population of landlocked Atlantic salmon in North America, which is a great asset attracting ecotourists in the Québec region. Zooplankton plays an essential role in the aquatic ecosystems since it is an important link in the energy transfer from primary producers to the higher trophic levels. The production of landlocked Atlantic salmon, walleye and burbot are related to abundance of the rainbow smelt (*Osmerus mordax*), the key forage fish of the lake. The links between these species and the rainbow smelt are well known, though very few studies have been carried out on the relationships between the rainbow smelt and the zooplankton. These studies have shown that larval rainbow smelts can consume 60 to 70% of its body weight per day in early summer and that cladoceran and copepods were their main preys. Despite the importance of zooplankton for larval rainbow smelts, knowledge is rather limited regarding the zooplankton of Lake Saint-Jean. To better understand the aquatic ecosystem functioning, it is fundamental to take into consideration the study of zooplankton population dynamics of the lake and to know the environmental forces governing control of these populations.

The aim of this thesis was to investigate the zooplankton dynamics of this oligotrophic reservoir from the boreal Canadian Shield. This study aimed to define the zooplankton dynamics of the lake and also to identify the different environmental factors interacting and driving with this dynamics.

To study this dynamics, a synoptic sampling of zooplankton and environmental variables was carried out after the ice break-up from May to October over two years (2006 and 2007) to investigate the dynamics of the seasonal and spatial zooplankton structure as well as the different bottom-up and top-down processes controlling the population dynamics of the main two copepod species of the lake. Another sampling was performed at two stations in 2008 during the same period (May–October) to highlight the trophic relationships within the pelagic ecosystem of the lake using carbon and nitrogen stable isotopes.

Firstly, results showed that the crustacean zooplankton community was dominated by two copepods *Leptodiaptomus ashlandi* (calanoid) and *Diacyclops bicuspidatus thomasi* (cyclopoid). This community showed a seasonal shift that differed between the two years mainly due to the different patterns in *L. ashlandi* abundance. This interannual variation can likely be explained by vertebrate predation (YOY rainbow smelt, *Osmerus mordax*) and the interannual variability in the timing of the phytoplankton spring bloom. This variation reflects the seasonal crustacean zooplankton assemblages. The crustacean zooplankton community was also spatially

variable with a higher abundance of zooplankton in stratified zones compared to unstratified zones, a probable consequence of higher vertebrate predation of YOY rainbow smelts in the shallow pelagic areas.

Secondly, the demographic study of these two copepod populations using the vertical life table approach showed that during the growing season, *D. bicuspidatus thomasi* had its highest daily mortality rate during metamorphosis (N6–C1) while *L. ashlandi* had its highest daily mortality rates during the naupliar stages. The daily recruitment was also different between the two species with a greater population loss in the calanoid early stages. Results suggested that recruitment of the cyclopoid was controlled by reproduction (bottom-up control) while recruitment of the calanoid was governed differently by reproduction and mortality/survival (bottom-up and top-down control) although influenced by seasonal dynamics of phytoplankton biomass. During the growing season, cannibalism influenced the mortality in early stages of the cyclopoid species while temperature, phytoplankton biomass, competition and cannibalism differently influenced the mortality of early stages of the calanoid species from year to year.

Finally, the isotopic signatures of zooplankton and rainbow smelt larvae showed that, from May to July, most components of the pelagic food web relied on autochthonous particulate organic matter (POM), although some components relied on allochthonous sources. Between August and October, the pelagic food web relied only on autochthonous sources. This pelagic food web was characterized by a prevalent omnivory implying complex trophic links between organisms. Results from a mixed stable isotope analysis model suggested the occurrence of intraguild predation and cannibalism within the zooplankton community. These results sustained the different factors involved in the mortality of early stages of the two main species of the crustacean zooplankton community of the lake.

The study emphasizes the importance to take into account the interplays between bottom-up and top-down controls governing the dynamics of copepod populations and provides a glimpse into the complexity of the trophic links within the pelagic food web of Lake Saint-Jean.

**Keywords:** cannibalism, food web, intraguild predation, Lake Saint-Jean, mortality, omnivory, recruitment, stable isotopes, zooplankton community structure, zooplankton population dynamics

## INTRODUCTION

### DYNAMIQUE DU ZOOPLANCTON

Dans les écosystèmes aquatiques pélagiques, le zooplancton joue un rôle primordial, car il est le lien qui permet le transfert d'énergie de la production primaire vers le niveau trophique supérieur soit vers l'ichthyofaune (Fig. 1). Par conséquent, ces organismes zooplanctoniques constituent une communauté biologique de grand intérêt dans l'étude des écosystèmes aquatiques. La dynamique des populations zooplanctoniques devient alors un élément clé dans l'étude de ces écosystèmes.

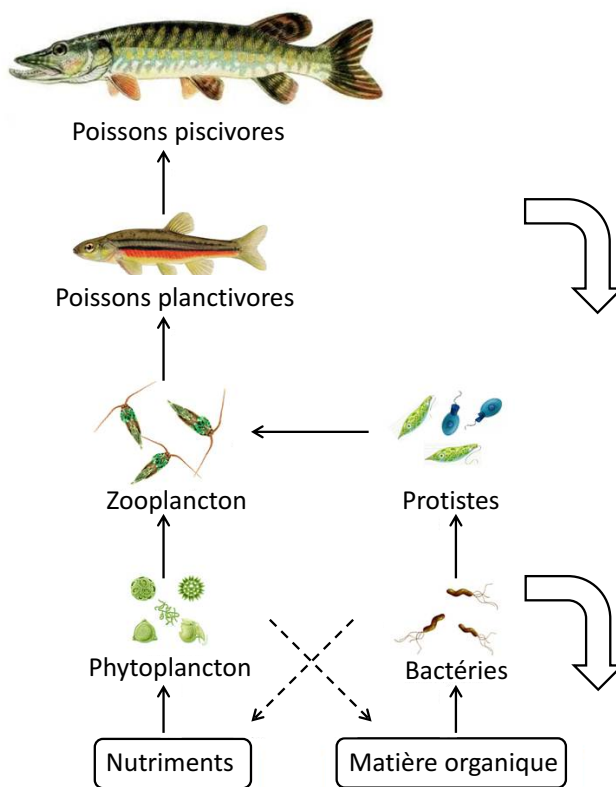


Fig. 1. Réseau trophique d'un écosystème aquatique (d'après CARRTEL).

La dynamique des communautés zooplanctoniques est gouvernée par des processus dits ascendants (« bottom-up ») et descendants (« top-down ») (Beisner *et al.*, 2003; Blumenshine and Hambright, 2003; Carpenter *et al.*, 2016; Carpenter *et al.*, 1985; Kvile *et al.*, 2016; Lynam *et al.*, 2017; McQueen *et al.*, 1989; Nicolle *et al.*, 2011; Rejas *et al.*, 2005). Selon la théorie du « bottom-up : top-down control », la dynamique de ces communautés est ainsi influencée par leurs prédateurs (processus descendants) qui vont entraîner leur mort et par la disponibilité de leur ressource alimentaire (processus ascendants) qui va permettre leur croissance et leur développement (McQueen *et al.*, 1989; McQueen *et al.*, 1986; Winder and Jassby, 2011). Ces processus s'avèrent être majeurs dans le contrôle de la disponibilité des organismes zooplanctoniques pour les niveaux trophiques supérieurs (Twombly *et al.*, 2007). La disponibilité de ces organismes dans le milieu est déterminée par leur production et leur mortalité influencées par les facteurs environnementaux. La production d'œufs du zooplancton est affectée par des facteurs abiotiques comme la température et biotiques comme la disponibilité de nourriture alors que la mortalité est due à la prédation par des vertébrés ou invertébrés (Hart, 1996; Hopp *et al.*, 1997; Peterson, 2001; Shuter and Ing, 1997; Stockwell and Johannsson, 1997). Parmi les organismes zooplanctoniques, les copépodes possèdent un développement ontogénique marqué par une métamorphose majeure (passage du stade N6 à C1) (Fig. 2) qui offre une vulnérabilité étendue à divers prédateurs et qui conduit également à des changements dans le régime alimentaire (Santer and Lampert, 1995). De tels changements entraînent alors la présence d'interactions complexes à l'intérieur du réseau trophique avec la présence d'organismes herbivores, omnivores et carnivores.



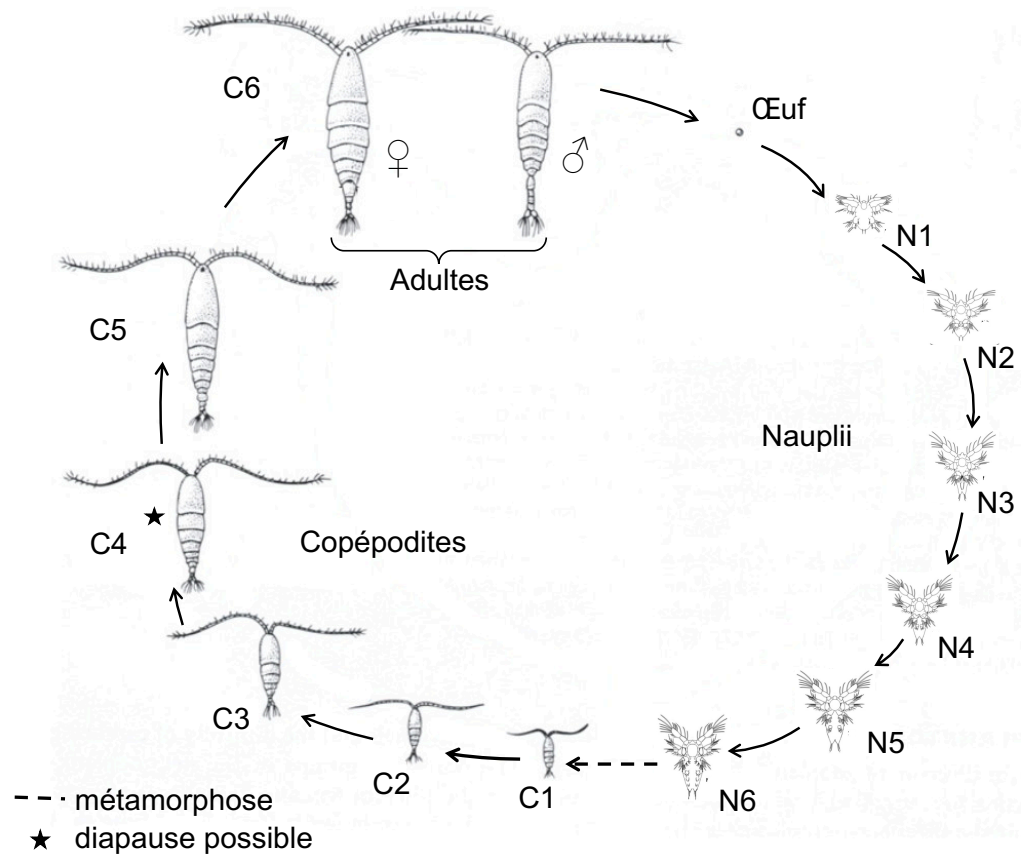


Fig. 2. Cycle de développement d'un copépode présentant les six stades naupliens et les six stades copépodites.

## TEMPÉRATURE

La température est indéniablement un critère non négligeable dans la compréhension de la dynamique du zooplancton. La succession zooplanctonique est conduite à la fois par la compétition et la prédation, mais également par la température (Adrian and Schneider-Olt, 1999). En effet, elle affecte directement la croissance des individus, leur développement post-embryonnaire et leur reproduction (Hunt and Robertson, 1977; Jiménez-Melero *et al.*, 2012; Lair, 1995; Verbitsky *et al.*, 2017). Les temps de développement des œufs et des différents stades d'organismes zooplanctoniques tels que les cladocères ou les copépodes sont dépendants de la température (Bottrell, 1975; Cook *et al.*, 2007; Hart and Bychek, 2011; Herzig, 1983; Peterson, 2001). Les copépodes étant des organismes poïkilothermes comme les cladocères, ont des temps de développement qui diminuent lorsque la température augmente (Caramujo and Boavida, 1999; Hart, 1994; Jamieson and Burns, 1988; Kamps, 1978; Munro, 1974; Vidal, 1980a; Vidal, 1980b). Par conséquent, le temps de développement du stade œuf au stade adulte chez les copépodes des zones tempérées est généralement de l'ordre de quelques semaines alors que celui des copépodes des zones polaires peut être de plusieurs mois (Comita, 1956; Irvine and Waya, 1999).

La température modifie également la capacité de reproduction des populations d'organismes zooplanctoniques. Chez les copépodes, les changements périodiques dans les oviductes de femelles caractérisent un cycle reproducteur dans lequel les femelles oscillent entre des conditions gravides et non gravides. Ce cycle reproducteur est fortement dépendant de la température (Caramujo and Boavida, 1999; Watras, 1983). Une élévation de la température améliore le taux de production d'œufs dû à une diminution des périodes de production de la ponte, bien que la taille de la ponte soit négativement corrélée avec la température (Jersabek and Schabetsberger, 1995). De plus, la taille de la ponte chez les organismes zooplanctoniques tels que les copépodes et cladocères semble être corrélée à la taille des femelles qui dépend également de la température (Abdullahi, 1990; Hart and Bychek, 2011). Une augmentation de la

mortalité des œufs a également été constatée quand les températures deviennent défavorables pour les copépodes (Jersabek and Schabetsberger, 1995).

Les communautés zooplanctoniques d'eau douce peuvent répondre également à des variations de température de l'eau, dues par exemple à un réchauffement hâtif ou au réchauffement climatique, par des changements dans leur phénologie (Adrian *et al.*, 2006; Andrews, 1953; Gerten and Adrian, 2002; Leonard and Ponder, 1949; Seebens *et al.*, 2007). Une élévation de la température de l'eau peut ainsi avoir des effets indirects sur les copépodes. Elle peut changer la structure des communautés phytoplanctoniques, faire apparaître un bloom phytoplanctonique printanier précoce dans la saison, et par conséquent modifier la qualité et la quantité de nourriture disponible pour les communautés zooplanctoniques (Seebens *et al.*, 2013; Wagner and Adrian, 2011). Indirectement, ce changement de température va donc affecter la compétition au sein des communautés zooplanctoniques et également la pression de prédation des vertébrés planctivores qui devrait être plus précoce dans la saison et modifier la structure de taille des assemblages zooplanctoniques dans l'écosystème (Moore *et al.*, 1996).

## **PHYTOPLANKTON**

Selon la théorie du « bottom-up control », la production primaire d'un écosystème aquatique contrôle fondamentalement le niveau trophique qui lui est supérieur (Power, 1992). Elle façonne alors la dynamique des populations des niveaux trophiques supérieurs (Diekmann *et al.*, 2009). En tant que consommateurs primaires, les groupes zooplanctoniques tels les copépodes et cladocères apparaissent ainsi être contrôlées par le phytoplancton dépendant de la concentration de phosphate total dans le milieu (Dillon and Rigler, 1974; Filstrup *et al.*, 2014; Kamarainen *et al.*, 2008; McQueen *et al.*, 1986; Pace, 1984; Sommer, 2008). La biomasse phytoplanctonique est

une ressource alimentaire essentielle pour les populations zooplanctoniques en assurant leur croissance et leur développement. Tout comme la température, la disponibilité de la biomasse phytoplanctonique sur ces communautés va entraîner des réponses démographiques variées suivant les espèces en influençant à la fois les temps de développement post-embryonnaire mais également la production d'œufs (Cook *et al.*, 2007; Lampert, 1978; Pan *et al.*, 2017).

La croissance des différents stades de développement des organismes zooplanctoniques et plus particulièrement celle des copépodes d'eau douce ainsi que leur production d'œufs dépendent de la concentration phytoplanctonique du milieu, à l'exception des temps de développement des nauplii N1 à N3 qui dépendent plus de leurs réserves lipidiques (Epp and Lewis, 1980; Hart, 1990; Hart *et al.*, 1995; Jiménez-Melero *et al.*, 2012). Le temps de développement jusqu'au stade adulte varie suivant l'espèce, la température, la quantité et la qualité de nourriture disponible (Jamieson and Burns, 1988; Jiménez-Melero *et al.*, 2007; Twombly and Burns, 1996b). Les temps de développement diminuent quand la biomasse de phytoplancton augmente (Hart, 1996; Santer, 1994). Inversement aux temps de développement, face à un enrichissement phytoplanctonique, la fécondité, la survie de tous les stades post-embryonnaires et la taille des adultes augmentent jusqu'à atteindre un seuil (Hart, 1996; Santer, 1994; Tordesillas *et al.*, 2017; Vidal, 1980a). En plus de la quantité algale, la qualité de la ressource algale est également un facteur notable puisqu'elle affecte plus fortement la survie et les taux de développement des derniers stades naupliens et copépodites (Twombly and Burns, 1996a; Twombly *et al.*, 1998; Von Elert and Stampfl, 2000). Le taux de production d'œufs et la taille de la ponte sont également clairement gouvernés par les conditions nutritionnelles du milieu (Hart, 1996; Jersabek and Schabetsberger, 1995; Pan *et al.*, 2017). Cependant, les taux de production d'œufs peuvent être élevés même si la biomasse phytoplanctonique est faible. En effet, certaines espèces de copépodes sont capables de consommer des sources de nourriture alternatives telles

que le microzooplancton ou alors d'utiliser leurs réserves lipidiques pour résister à cette carence algale (Renz *et al.*, 2008).

Quand la ressource alimentaire devient rare, la croissance rapide des organismes zooplanctoniques tels que les copépodes semble compromettre leur capacité de survie et de reproduction et les espèces zooplanctoniques se succèdent alors dans l'écosystème (DeMott, 1989). La succession saisonnière de populations zooplanctoniques semble être la réponse à l'effet d'une différence de température associé à un déclin de la nourriture plutôt qu'à l'effet de la température seul (Hart, 1996). La dynamique des populations de copépodes cyclopoïdes est particulièrement influencée par cette limitation de la ressource alimentaire (Santer and Hansen, 2006). Pour contrer l'étranglement phytoplanctonique présent au cours de l'été dans les écosystèmes aquatiques, ces communautés se sont adaptées à ces conditions défavorables en effectuant une diapause estivale au cours de laquelle le cyclopoïde interrompt son développement ontogénique généralement au stade copépodite C4 (Fig. 2), s'enfonce dans le sédiment et entre en diapause (George, 1973; Santer and Lampert, 1995). Le cyclopoïde retourne dans la colonne d'eau à l'automne pour compléter son développement et se reproduire à l'automne ou au printemps. La diapause des copépodes varie suivant les espèces et suivant les populations d'une même espèce (Kiefer, 1978; Santer, 1998). Cette stratégie de diapause estivale des cyclopoïdes est due à une forte dépendance des nauplii herbivores à une haute disponibilité de nourriture, laquelle est seulement garantie lors du bloom phytoplanctonique printanier (Hopp and Maier, 2005). La dormance jusqu'au début de la floraison phytoplanctonique va alors permettre un développement prospère des nauplii (Frisch, 2002; Hansen and Hairston, 1998; Seebens *et al.*, 2009). En plus de cette diapause estivale, certaines espèces de copépodes peuvent également effectuer une diapause hivernale pour échapper aux conditions environnementales défavorables au développement de leur population (Alekseev, 2007; Waervagen and Nilssen, 2010).

## MICROZOOPLANCTON

Le phytoplancton est une composante majeure dans la dynamique des populations d'organismes zooplanctoniques tels que les copépodes et les cladocères. Cependant, le microzooplancton tel que les protozoaires est également une ressource alimentaire considérable pour la survie de ces communautés et donc pour leur dynamique. En effet, la consommation du microzooplancton et plus spécifiquement celle de ciliés peut être plus élevée que la consommation de la biomasse phytoplanctonique chez les copépodes (Adrian and Schneider-Olt, 1999; Bundy *et al.*, 2005; Carrick *et al.*, 1991; Stoecker and Capuzzo, 1990). Quand la croissance microzooplanctonique est élevée et que la biomasse phytoplanctonique est limitée par la lumière, la température ou les nutriments, la capacité des copépodes à pouvoir utiliser à la fois le phytoplancton et le microzooplancton devient alors un atout pour ces organismes (Bundy *et al.*, 2005)). Dans des conditions de ressource phytoplanctonique limitantes, les protozoaires comme les ciliés peuvent alors contribuer à répondre à la demande énergétique des copépodes (Adrian and Schneider-Olt, 1999; Beaver and Crisman, 1989). Cette contribution des protozoaires dans l'alimentation des copépodes est toutefois variable suivant l'espèce et l'état trophique du lac (Burns and Gilbert, 1993; Burns and Schallenberg, 1996; Burns and Schallenberg, 1998; Wiackowski *et al.*, 1994). Cette ressource aurait une meilleure qualité biochimique que le phytoplancton et serait un supplément lipidique pour les copépodes afin de supporter leur reproduction (Bundy *et al.*, 2005; Klein Breteler *et al.*, 1999; Ptacnik *et al.*, 2004; Vanderploeg *et al.*, 1992).

## PRÉDATION EXTRAGUILDE OU CLASSIQUE

En plus d'être contrôlée par la température, la biomasse phytoplanctonique, la dynamique des populations des organismes zooplanctoniques tels que les copépodes se trouve également perturbée par les organismes de niveau trophique supérieur dont les vertébrés et les invertébrés planctivores. Ces organismes zooplanctoniques interagissent aussi entre eux à travers des processus de prédation (extragilde et intragilde) et de compétition qui peuvent engendrer des changements de leur dynamique au cours du temps.

La prédation est une force puissante dans l'écologie et l'évolution des communautés animales, affectant leur dynamique (Hairston *et al.*, 1960; Paine, 1966). Les prédateurs peuvent causer soit une augmentation ou une diminution de la richesse spécifique des proies (Addicott, 1974; Paine, 1966). Dans les écosystèmes aquatiques, la présence ou l'absence de prédateurs (poissons planctivores et invertébrés) peut conduire à des changements majeurs dans la dynamique des communautés d'organismes zooplanctoniques et devenir un facteur clé dans la régulation de leur abondance et de leur structure (Barbiero *et al.*, 2014; Barbiero and Tuchman, 2004; Black II and Hairston Jr, 1988; Elser *et al.*, 1987; Hanazato and Yasuno, 1989; Johannsson and O'Gorman, 1991; Kajak and Rybak, 1979; Kerfoot *et al.*, 2016; Neill, 1981; Rudstam *et al.*, 2014; Vanni, 1988; Wissel *et al.*, 2003). La prédation sélective par taille des poissons planctivores sur les populations d'organismes zooplanctoniques peut en effet contribuer à un changement drastique de la composition zooplanctonique des lacs en excluant les espèces de grande taille au profit d'espèces de petite taille (Brooks and Dodson, 1965). Par exemple, la prédation sélective par taille de *Alosa pseudoharengus*, poisson de la famille des clupéidés, joue un rôle important sur la composition zooplanctonique du milieu et plus particulièrement sur les populations de copépodes. La prédation sélective du vertébré élimine les organismes zooplanctoniques de grande taille tels que les copépodes calanoïdes *Diaptomus* spp., *Epischura* spp., et le cladocère *Daphnia* spp. permettant ainsi aux organismes de petite taille tels que les

copépodes cyclopoïdes comme *Diacyclops bicuspidatus thomasi* d'achever sa dominance sur la communauté (Brooks and Dodson, 1965; Dodson, 1974; Elser and Carpenter, 1988). Contrairement à la prédation sélective des vertébrés, celle des invertébrés peut entraîner l'exclusion d'espèces de petite taille au profit d'espèces de plus grande taille (Pichlová and Brandl, 2003; Pinel-Alloul, 1995; Riessen *et al.*, 1988; Wong and Sprules, 1985; Yan and Pawson, 1997). Toutefois, des exceptions à ce paradigme peuvent exister où des espèces de petite taille dominent les lacs sans poissons. Ces exceptions semblent être expliquées par des interactions entre facteurs biotiques et abiotiques (Anas *et al.*, 2015; Drouin *et al.*, 2009).

La prédation de poissons planctivores peut également avoir des effets indirects sur la dynamique de population telle que celle des copépodes. En modifiant la composition zooplanctonique du milieu, la prédation peut modifier le cycle de reproduction de ces organismes comme par exemple les cyclopoïdes, en passant d'une reproduction synchrone en présence de prédateurs à une reproduction asynchrone et continue en absence de prédateur (Maier, 1998; Papińska, 1988). De plus, quand la pression de prédation des vertébrés sur les copépodes est élevée, la mortalité sexe-spécifique des femelles peut augmenter par rapport à celle des mâles, changeant alors le sexe ratio de la population. Les femelles portant leurs œufs sont plus visibles par les prédateurs que les mâles (Hairston *et al.*, 1983; Svensson, 1995).

Les jeunes stades d'organismes zooplanctoniques tels que les copépodes font souvent face à des taux de mortalité élevés (Eiane *et al.*, 2002; Ohman *et al.*, 2002; Plourde *et al.*, 2009b). Or la survie de ces stades joue un rôle majeur dans le devenir de ces populations et donc dans leur dynamique. Chez les copépodes, cette survie peut être menacée par la présence de cannibalisme (prédation intraspécifique) chez les femelles. Cependant, cette pression de prédation peut être relâchée par la présence de prédateurs vertébrés qui se nourrissent de ces femelles (Gliwicz and Rowan, 1984; van den Bosch and Santer, 1993). La présence de prédateurs invertébrés, comme la larve



de *Chaoborus* sp., peut également entraîner une accélération du déclin des jeunes stades de copépodes tels que les nauplii (Neill and Peacock, 1980; Peacock, 1982).

## **PRÉDATION INTRAGUILDE**

Dans les écosystèmes pélagiques, la pression de prédation de vertébrés sur les communautés zooplanctoniques s'avère parfois être inférieure à la prédation exercée par les organismes zooplanctoniques eux-mêmes sur leurs communautés (Blumenshine and Hambright, 2003; Makler-Pick *et al.*, 2017). La pression de prédation exercée par les organismes zooplanctoniques sur les communautés zooplanctoniques peut être 10 à 20 fois supérieure à celle exercée par la prédation de vertébrés (Makler-Pick *et al.*, 2017). La prédation exercée par un organisme sur un autre organisme utilisant la même ressource alimentaire que lui, est appelée prédation intragilde (Fig. 3) (Polis *et al.*, 1989). Cette forme d'interaction trophique, qui implique à la fois la prédation classique et la compétition, permet au prédateur intragilde d'optimiser l'acquisition de nourriture en éliminant son compétiteur potentiel (Holt and Polis, 1997).

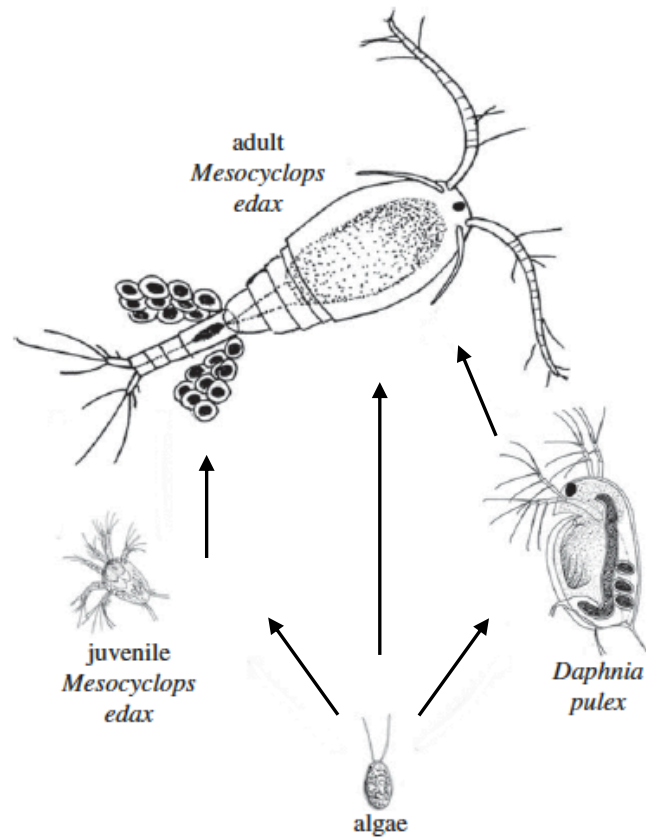


Fig. 3. Schéma de la configuration de prédation intraguilde avec cannibalisme impliquant une population de copépodes cyclopoïdes (*Mesocyclops edax*), une population de cladocères (*Daphnia pulex*) et leur ressource commune (ressource algale). Les flèches représentent la relation d'alimentation proie vers consommateur-prédateur (modifié de Toscano *et al.* 2016).

Elle est prépondérante dans les systèmes où les populations sont structurées par stade et fréquente lorsque le développement saisonnier des espèces est asynchrone menant ainsi à la présence simultanée d'adultes et de jeunes stades. Les espèces dont les stades de développement sont les plus avancés se nourrissent alors des jeunes stades comme chez les copépodes tels que les cyclopoïdes et les calanoïdes (Polis *et al.*, 1989; Sprules

and Bowerman, 1988). Le copépode prédateur impliqué dans cette prédation est alors omnivore (Arim and Marquet, 2004; Sprules and Bowerman, 1988). L'omnivorie est particulièrement présente dans les populations de copépodes cyclopoïdes et dans certaines populations de copépodes calanoïdes tels que *Epischura* sp., qui se nourrissent à la fois de nauplii de sa propre espèce, mais également de nauplii de calanoïdes et de phytoplancton (Adrian, 1987; Makino and Ban, 2000; McQueen, 1969; Schulze and Folt, 1989; Tóth and Zánkai, 1985; Tóth *et al.*, 1987). Le cannibalisme présent dans les populations de copépodes est d'ailleurs considéré comme un cas extrême de prédation intragilde intraspécifique (Basedow and Tande, 2006; Fox, 1975). La prédation intragilde peut alors être engagée entre des populations de copépodes calanoïdes, cyclopoïdes et également entre ces communautés et celles des cladocères (Fig. 3) (Dufour *et al.*, 2016; Soto and Hurlbert, 1991a; Soto and Hurlbert, 1991b; Toscano *et al.*, 2016). Elle assure une meilleure disponibilité de la ressource alimentaire garantissant une meilleure survie des populations de copépodes et d'autres espèces opportunistes (Dufour *et al.*, 2016; Toscano *et al.*, 2016). L'impact de la prédation intragilde est telle qu'elle peut devenir un facteur de mortalité prédominant (Szeinfeld, 1991). Elle peut alors contrôler la dynamique de la population de proies intragildes et même provoquer l'extinction de cette population (Polis *et al.*, 1989). Dans le cas où le prédateur intragilde viendrait à disparaître, la population de proies intragildes pourrait augmenter de façon considérable (Polis and McCormick, 1987; Toscano *et al.*, 2016).

Dans les systèmes où la prédation intragilde est impliquée avec du cannibalisme (Fig. 3), les prédateurs adultes gagnent une ressource alimentaire supplémentaire. Toutefois, les jeunes stades font face à une source de mortalité supplémentaire. La dynamique du système impliquant cette prédation intragilde intraspécifique est complexe. Les effets sur la dynamique des communautés sont grandement dépendant de l'équilibre entre prédation et compétition (Hin *et al.*, 2011; Morin, 1999). La dynamique de la population du prédateur dépend alors de la capacité

de compétition du compétiteur (proie) et du prédateur ainsi que du ratio prédateur-proie. Si le prédateur est compétitivement dominant pour la ressource, le cannibalisme permet la coexistence avec les compétiteurs en contrôlant leur densité. Le cannibalisme en libérant les adultes d'une limitation en ressource alimentaire améliore le taux de reproduction des prédateurs relativement à la maturation de ses juvéniles en augmentant leur mortalité. En revanche, si la proie est compétitivement dominante, le cannibalisme entraîne alors une exclusion compétitive du prédateur due à une forte compétition avec les jeunes stades du prédateur qui empêche leur maturation et leur survie quand la ressource alimentaire est faible (Hin *et al.*, 2011; Toscano *et al.*, 2017; Toscano *et al.*, 2016).

La prédation intragilde est un facteur important dans la compréhension de la dynamique des populations de copépodes car elle influence leur dynamique en affectant leur abondance et leur développement (Armsby and Tisch, 2006; Basedow and Tande, 2006; Irigoien and Harris, 2006; Makler-Pick *et al.*, 2017; Mylius *et al.*, 2001; Ritchie and Johnson, 2009). Par conséquent, la prédation intragilde doit impérativement être prise en compte dans l'étude des interactions trophiques des systèmes aquatiques qui sont sujets aux fluctuations saisonnières et annuelles des facteurs environnementaux responsables de leurs dynamiques (Estlander *et al.*, 2017).

## COMPÉTITION

La prédation extragilde et la prédation intragilde ne peuvent expliquer à elles seules des changements dans la dynamique de population d'organismes zooplanctoniques. La compétition interspécifique et intraspécifique pour une ressource commune comme le phytoplancton dans les écosystèmes aquatiques peuvent également contribuer à des changements dans la structure des communautés de ces populations zooplanctoniques (DeMott, 1989; Lynch, 1979). La compétition est définie

comme l'utilisation d'une ressource par un individu qui en diminue la disponibilité pour les autres individus soit de son espèce, compétition intraspécifique, soit d'une autre espèce, compétition interspécifique. La compétition est sous-jacente à l'effet de densité-dépendance (Declerck *et al.*, 2003). Chez les copépodes, la compétition entre calanoïdes et cyclopoïdes semble être un facteur clé dans la dynamique de ces populations et cette interaction peut même dépasser les effets de la prédation intragilde des cyclopoïdes sur les calanoïdes (Soto and Hurlbert, 1991a; Soto and Hurlbert, 1991b). De plus, dans des conditions de nourriture limitantes, les jeunes stades de copépodes peuvent alors entrer en compétition avec les cladocères, organismes filtreurs plus efficaces que les copépodes (Adrian, 1997; Santer and van den Bosch, 1994; Vanni, 1986). En l'absence de copépodes adultes prédateurs, la pression de la compétition interspécifique des cladocères avec les nauplii peut empêcher leur survie, conduire à leur extinction et par conséquent exclure les prédateurs du système à travers la compétition (Toscano *et al.*, 2016). La réponse adaptative à l'impact de cette compétition interspécifique pour certaines espèces de copépodes va être d'éviter cette période défavorable en entrant en diapause comme chez les cyclopoïdes (Hansen and Hairston, 1998; Hopp and Maier, 2005; Santer and Lampert, 1995). D'après l'hypothèse taille-efficacité, les impacts de la compétition inter et intraspécifique vont apparaître dans la survie des différents stades de copépodes (Brooks and Dodson, 1965; Dodson, 1974). Si la prédation sélective par des vertébrés est absente, les organismes zooplanctoniques plus larges associés à de plus petits organismes décourageraient la coprésence d'individus de petite taille par la compétition pour la ressource. Comme la prédation extragilde et intragilde, la compétition joue un rôle indéniable dans la régulation du recrutement des espèces zooplanctoniques et par conséquent dans la dynamique de ces populations.

## ÉTUDE DE LA DYNAMIQUE DE POPULATION : TABLES DE VIE

Pour avoir une meilleure compréhension des processus structurant les écosystèmes aquatiques et régissant la dynamique des populations zooplanctoniques, il est alors essentiel de prendre en considération la combinaison de la production d'œufs ainsi que la mortalité de la population étudiée (Aksnes *et al.*, 1997; Eiane *et al.*, 2002; Gabriel *et al.*, 1987; Mason and Abdul-Hussein, 1991; Ohman, 1988; Ohman *et al.*, 2002; Peterson and Kimmerer, 1994; Zamora-Terol *et al.*, 2014). Pour explorer et estimer la mortalité de populations des communautés zooplanctoniques, deux principales approches démographiques peuvent être appliquées, l'approche des tables de vie en analyse transversale (ou méthode verticale) et en analyse longitudinale (méthode horizontale). L'approche en analyse transversale est souvent utilisée dans les études de dynamique de populations de copépodes en océanographie pour acquérir des informations détaillées sur les taux de mortalité stade-spécifiques (Aksnes and Ohman, 1996; Dvoretsky, 2012; Dzierzbicka-Głowacka *et al.*, 2015; Melle *et al.*, 2014; Ohman, 2012; Pepin, 2013). Jusqu'à ce jour, cette approche n'a jamais été appliquée en limnologie. Cette approche est novatrice et est exploitée pour définir les patrons de taux de mortalité stade-spécifique et également pour décrire leurs variations saisonnières, spatiales, pour explorer l'impact de différentes forces environnementales sur la mortalité des copépodes (Eiane *et al.*, 2002; Elliott and Tang, 2011; Hirst and Kiørboe, 2002; Ohman *et al.*, 2008; Ohman *et al.*, 2004; Ohman and Hsieh, 2008; Ohman *et al.*, 2002; Plourde *et al.*, 2009a; Plourde *et al.*, 2009b; Renz *et al.*, 2012; Skarðhamar *et al.*, 2011). Les estimations de mortalités stade-spécifiques sont des composantes essentielles dans la dynamique de populations zooplanctoniques, car elles permettent d'estimer les taux de survie et de recrutement des différents stades. En reliant ces différents paramètres aux conditions environnementales abiotiques et biotiques, cette approche d'étude permet ainsi de souligner les processus descendants et ascendants qui gouvernent la dynamique des communautés d'organismes zooplanctoniques telles que les copépodes (Hirst *et al.*, 2007; Plourde *et al.*, 2009b).

Parmi les deux approches démographiques d'estimation de taux de mortalité les plus couramment utilisés, l'analyse transversale (ou méthode verticale) comparativement à l'analyse longitudinale (ou méthode horizontale), est une méthode robuste dont la force provient de l'utilisation de ratio d'abondances de stades de développement successifs à un temps donné, comparable à une photographie instantanée. L'analyse transversale va ainsi s'intéresser à la structure par stade d'une population à un instant donné et ne requiert pas le suivi temporel d'individus d'une même cohorte. Contrairement à l'analyse transversale, l'analyse longitudinale se concentre sur les variations d'abondances absolues au cours du temps et nécessite par conséquent une résolution temporelle d'échantillonnage élevée pour pouvoir suivre le développement des différents stades qui peuvent durer que quelques jours (Aksnes *et al.*, 1997; Ohman, 2012). L'approche transversale est également plus robuste que l'approche longitudinale pour étudier des régions influencées par des transports physiques tant que les combinaisons de stades sont affectées de la même manière (Aksnes *et al.*, 1997). L'approche longitudinale peut être employée quand l'advection n'affecte pas les abondances d'organismes ou a des effets limités sur leurs abondances. Sous l'effet de transport advectif, la cohorte peut en effet être perturbée (Aksnes and Ohman, 1996; Hirst *et al.*, 2007). Toutefois, la robustesse de l'approche longitudinale peut être affaiblie en fonction des différentes conditions d'application de l'approche et des différentes sources d'incertitudes des variables impliquées dans les formules d'estimation de la mortalité (Aksnes *et al.*, 1997; Gentleman *et al.*, 2012; Ohman, 2012).

## ISOTOPES STABLES DANS LA DYNAMIQUE DES ÉCOSYSTÈMES

Il y a plusieurs années, l'exploitation des isotopes stables était restreinte aux géochimistes pour comprendre les cycles des éléments. Toutefois, les dernières décennies ont été le témoin de l'utilisation très marquée des isotopes stables en écologie (Peterson and Fry, 1987). Ces derniers ont amélioré les descriptions des réseaux trophiques grâce à leur capacité à capturer simultanément les interactions complexes et à pister les flux d'énergie à travers les communautés écologiques (Michener and Lajtha, 2007; Middelburg, 2014; Peterson and Fry, 1987). Ils sont ainsi devenus un outil indéniable et usuel pour mieux comprendre les réseaux trophiques et explorer les interactions dans les écosystèmes terrestres, marins et aquatiques (Denda *et al.*, 2017; Iglesias *et al.*, 2017; Turschak and Bootsma, 2015).

Les isotopes stables fournissent des caractéristiques écologiques et comportementales des organismes, telles que la compréhension de leur alimentation, la description de leurs migrations à large échelle (Crawford *et al.*, 2008; Inger and Bearhop, 2008; Ottonetti *et al.*, 2008), leurs aires d'alimentation (Ducatez *et al.*, 2008) et également les changements à long terme dans la structure dans leurs réseaux trophiques (Cherel *et al.*, 2008; Christensen and Richardson, 2008; Turschak *et al.*, 2014). En écologie aquatique, ils sont souvent utilisés pour révéler les positions trophiques des organismes ainsi que les variations temporelles et spatiales de ces réseaux dans les écosystèmes lenticques (Driscoll *et al.*, 2015; Fincel *et al.*, 2014; Grey *et al.*, 2001; Kling *et al.*, 1992; Matthews and Mazumder, 2003; Matthews and Mazumder, 2005; Matthews and Mazumder, 2007; Matthews and Mazumder, 2008; Perga *et al.*, 2006; Perga and Gerdeaux, 2006; Post, 2002).

Au cours des dernières années, l'utilisation des isotopes stables n'a cessé d'évoluer. Leur intégration dans des modèles de mélange mathématiques a contribué à rendre accessible la reconstruction de diètes d'organismes terrestres, aquatiques et marins en convertissant les signatures isotopiques en estimations de contribution de



sources de nourriture (Burian *et al.*, 2014; Carrasco and Perissinotto, 2011; Carrasco *et al.*, 2012; Fetahi *et al.*, 2017; Kiszka *et al.*, 2014; Parnell *et al.*, 2010; Phillips, 2012; Turschak and Bootsma, 2015). L'avantage de l'identification de sources de nourriture à l'aide d'isotopes stables est l'obtention d'une représentation de la diète sur une longue période de temps puisqu'ils décrivent l'intégration de la nourriture assimilée au cours du temps par rapport aux contenus stomacaux par exemple qui représentent les sources de nourriture ingérées sur une courte période de temps pouvant être digérées ou non par l'organisme. L'incorporation d'isotopes stables dans des modèles de mélange multisources a continué de progresser pendant ces dernières années et divers modèles ont été créés en évoluant leur degré de complexité (Layman *et al.*, 2012; Phillips *et al.*, 2014).

Les isotopes stables les plus fréquemment utilisés pour révéler les interactions à l'intérieur des communautés zooplanctoniques sont le  $\delta^{13}\text{C}$  et  $\delta^{15}\text{N}$ . Le concept isotopique de base étant que la composition chimique des organismes est directement influencée par ce qu'ils consomment, la signature isotopique en  $\delta^{13}\text{C}$  d'un organisme reflète généralement celle de sa diète puisque l'enrichissement en  $\delta^{13}\text{C}$  par niveau trophique est très faible, inférieure à 1 ‰ (McCutchan *et al.*, 2003; Peterson and Fry, 1987; Post, 2002; Vander Zanden and Rasmussen, 2001). De ce fait, cet isotope stable va permettre de différencier les sources de nourriture disponibles dans l'écosystème (Kling *et al.*, 1992). L'enrichissement de l'isotope stable  $\delta^{15}\text{N}$ , quant à lui, révèle les positions trophiques des taxa zooplanctoniques par rapport à une ligne de base. En effet, contrairement aux valeurs de  $\delta^{13}\text{C}$  qui n'augmentent que très faiblement entre la diète et le consommateur, celles de  $\delta^{15}\text{N}$  tendent à augmenter d'environ 3,4 ‰ à chaque niveau trophique (Minagawa and Wada, 1984; Post, 2002; Vander Zanden and Rasmussen, 2001). Cette ligne de base choisie lors de l'étude est importante, car elle reflète la signature isotopique en  $\delta^{13}\text{C}$  et en  $\delta^{15}\text{N}$  de la source primaire alimentant le réseau trophique pélagique (Cabana and Rasmussen, 1994; Post, 2002). La signature

isotopique en carbone est également très utile dans la différenciation des différentes sources d'énergie disponible à la base des écosystèmes des lacs. En effet, l'origine du carbone de la production secondaire des lacs peut être autochtone, provenant de la production phytoplanctonique du lac, mais également allochtone provenant de la matière organique terrestre qui est consommée directement ou indirectement par les bactéries puis par les organismes zooplanctoniques (Berggren *et al.*, 2015b; Cole *et al.*, 2011; Cole *et al.*, 2006; Rautio *et al.*, 2011). Ces deux principaux isotopes stables sont souvent combinés à d'autres isotopes biogéochimiques tels que le  $\delta^2\text{H}$  et  $\delta^{18}\text{O}$  qui permettent principalement d'examiner les patrons de migrations d'organismes à large échelle. Depuis quelques années, l'intérêt grandissant de ces derniers traceurs dans l'étude des écosystèmes aquatiques a permis d'utiliser  $\delta^2\text{H}$  dans la détermination de l'importance de la ressource phytoplanctonique par rapport à la ressource terrestre chez un consommateur (Cole and Solomon, 2012; Doucett *et al.*, 2007; Hondula *et al.*, 2014; Soto *et al.*, 2013).

## LE LAC SAINT-JEAN

Depuis 1926, le lac Saint-Jean est un grand réservoir hydroélectrique localisé dans la zone boréale située dans la partie méridionale du Québec ( $48^{\circ}35'40''$  N,  $72^{\circ}01'50''$  W) (Fig. 4).

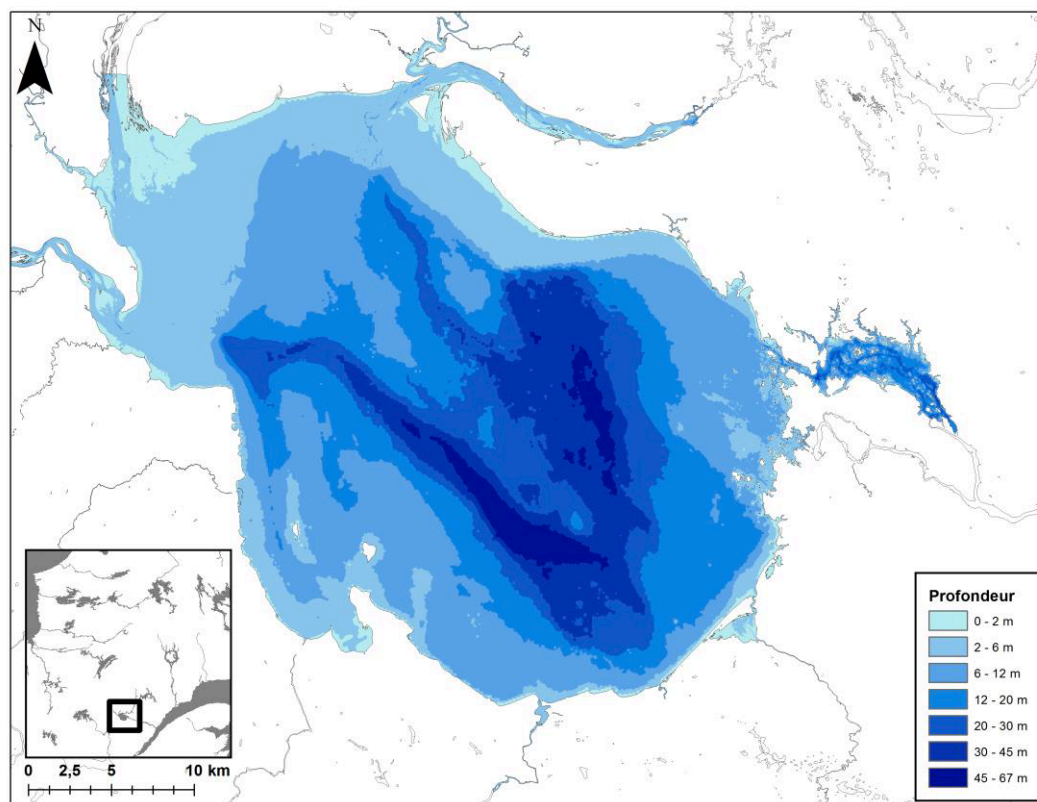


Fig. 4. Carte bathymétrique du lac Saint-Jean (Plourde-Lavoie et Sirois, 2017).

Considéré comme une véritable mer intérieure ovale située à une altitude de 97 m, et s'étant formée il y a 8 000 ans sur le bouclier laurentien après le retrait du Golfe de Laflamme, affluent de la mer de Champlain, la superficie du lac est de 1 053 km<sup>2</sup> (~ 43,8 km × 24 km) et son bassin versant s'étend sur 73 000 km<sup>2</sup> (Jones *et al.*, 1979; Leblond, 1976) (Fig. 4 et 5). Le lac est généralement couvert de glace pendant environ 6 mois, de décembre jusqu'à début mai en moyenne. Il est peu profond. Le quart de sa superficie a une profondeur de moins de 3 m et 40% de sa superficie ne dépasse pas 6 m. Sa profondeur moyenne est de 6 m mais sa forme subconique lui confère une profondeur pouvant atteindre jusqu'à 63 m au centre de la dépression (Hébert, 1995; Jones *et al.*, 1979; Leblond, 1976). Le lac est alimenté par 21 rivières, toutefois celles qui totalisent à elles seules près de 75 % des apports d'eau du lac sont les rivières

Ashuapmushuan, Mistassini et Péribonka, les trois principaux tributaires du lac Saint-Jean (Hébert, 1995). L'eau du lac se déverse ensuite vers la rivière puis le fjord du Saguenay par les rivières Petite et Grande Décharge. Enfin, le niveau d'eau du lac Saint-Jean est contrôlé par des barrages hydroélectriques qui influencent fortement les débits des eaux.

La circulation de l'eau du lac est contrôlée annuellement par des vents dominants nord-ouest toutefois des vents dominants sud-ouest contrôlent cette circulation pendant la saison estivale. Les eaux de la partie nord du lac se mélangent ainsi très rarement avec les eaux de la partie sud (Leclerc, 1985). Les eaux séjournent en moyenne 93 jours (~ 3 mois) dans le lac (Jones *et al.*, 1979). Avec ses faibles concentrations en éléments nutritifs, le lac Saint-Jean est généralement considéré comme un lac oligotrophe avec un faible potentiel de production primaire (Jones *et al.*, 1979; Ouellet and Jones, 1988). Cependant, le lac peut être qualifié de mésotrophe pour certains secteurs influencés par des tributaires riches en substances nutritives (Jones *et al.*, 1979). Le bassin versant du lac (Fig. 5) est composé à plus de 90% par la forêt boréale dont l'exploitation régit l'économie régionale. Le lac Saint-Jean est réputé pour sa pêche sportive au doré jaune (*Sander vitreus*), à la lotte (*Lota lota*) et à la ouananiche (*Salmo salar*).

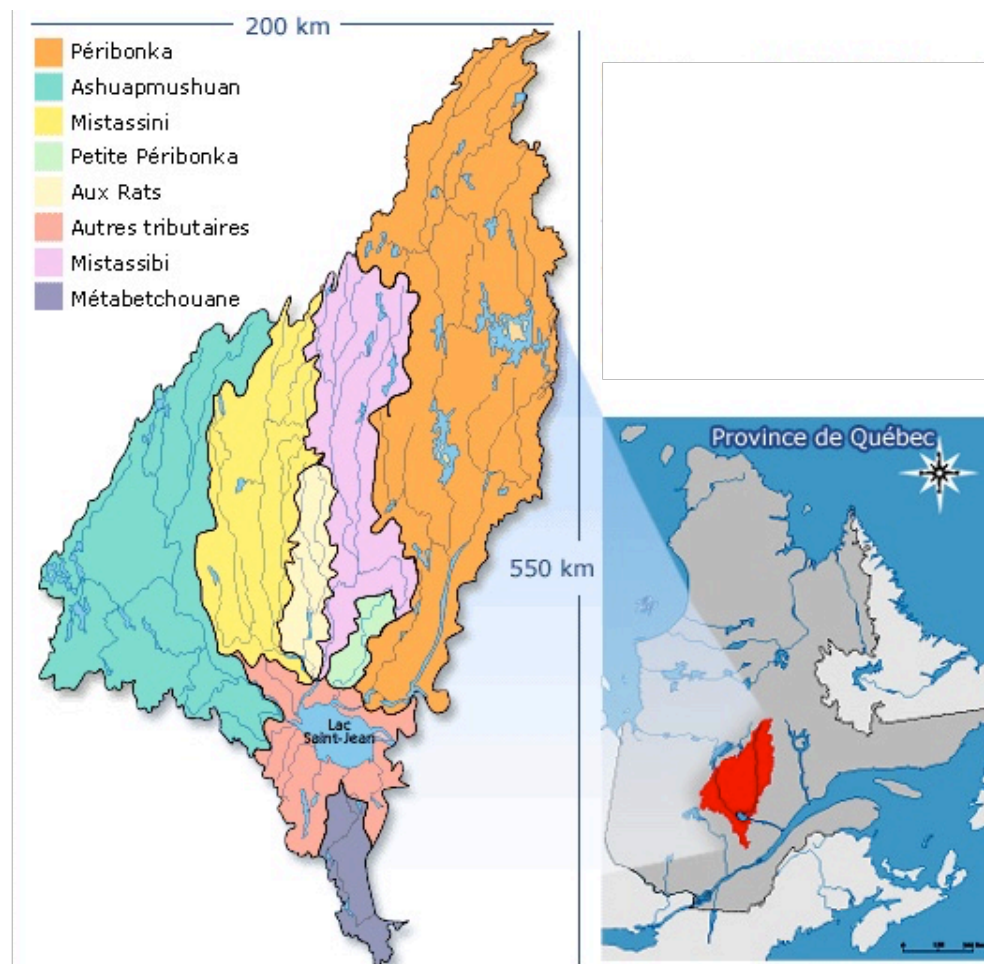


Fig. 5. Bassin versant du lac Saint-Jean et ses principaux sous-bassins (tirée du Musée du fjord) et localisation du lac Saint-Jean et de son bassin versant dans l'Est du Canada.

Le lac Saint-Jean fait partie d'une aire faunique communautaire (Fig. 6). La gestion de cette aire faunique par la Corporation de LACTivité Pêche Lac-Saint-Jean (CLAP) est régie selon la Loi sur la conservation et la mise en valeur de la faune et fait l'objet d'un bail de droits exclusifs de pêche à des fins communautaires. Depuis 1996, cette corporation gère la pêche sur le lac Saint-Jean et seize tributaires (soit une superficie de 1 111,6 km<sup>2</sup>). La corporation participe à la remise en état des populations d'espèces sportives, de leur habitat et à la préservation du milieu. Cette gestion permet d'adopter des mesures de conservation tout en permettant une grande accessibilité au plan d'eau.



Fig. 6. Territoire de l'aire faunique communautaire du lac Saint-Jean (CLAP).

## PROBLÉMATIQUE

La pêche commerciale et la pêche sportive contribuent de façon importante à l'économie et au tourisme de toutes les provinces et tous les territoires du Canada. Au Québec, et plus particulièrement dans la région du Saguenay-Lac-Saint-Jean, la pêche sportive est une activité culturelle et sociale majeure dont l'attrait écotouristique est également très important avec des retombées économiques qui sont estimées à 7,2 jusqu'à 15,5 M\$ pour la région en 2015 (Plourde-Lavoie and Sirois, 2016b). En plus d'héberger les espèces de poissons comme le doré jaune (*Sander vitreus*), espèce la plus pêchée au Canada, la lotte (*Lota lota*) et le grand brochet (*Esox lucius*), le lac Saint-Jean est reconnu pour sa plus importante population de ouananiche (saumon de l'Atlantique *Salmo salar*) en Amérique du Nord (Legault, 1985; Plourde-Lavoie and Sirois, 2016a). La pêche de ce saumon d'eau douce a cependant connu de fortes fluctuations au lac Saint-Jean dues aux sévères diminutions de la population au début des années 1990 et 2000 malgré des programmes d'ensemencements dans les principaux tributaires du lac dans les années 1990 (Fortin *et al.*, 2009; Lévesque *et al.*, 2018). La production du doré jaune, de la lotte et de la ouananiche dépendent de l'éperlan arc-en-ciel (*Osmerus mordax*), poisson fourrage clé du lac Saint-Jean (Kirn and Labar, 1996; Plourde-Lavoie and Sirois, 2016a; Sheppard *et al.*, 2015; Stapanian *et al.*, 2007). Au lac Saint-Jean, la production de la ouananiche est limitée plus spécifiquement par les jeunes larves d'éperlan arc-en-ciel qui représentent entre 50 et 80 % de son régime alimentaire (Fortin *et al.*, 2009; Lefebvre, 2003; Lévesque, 2012). Comme la ouananiche, les populations d'éperlan arc-en-ciel du lac Saint-Jean ont subi d'importantes fluctuations naturelles d'abondance depuis 1996 (Legault, 2002; Lévesque *et al.*, 2018; Plourde-Lavoie and Sirois, 2017b). Ces fluctuations semblent principalement dues à différents facteurs tels que la prédation par les saumoneaux de ouananiche, le cannibalisme, le débit de la rivière Péribonka, et les vents qui dispersent les larves (Fortin *et al.*, 2009; Lévesque *et al.*, 2018).

Malgré ces fluctuations et le fait que, premièrement, les larves d'éperlan se nourrissent préférentiellement de nauplii de copépodes ainsi que de copépodites de cyclopoïdes durant leurs premières semaines de vie et que deuxièmement, les larves peuvent consommer quotidiennement de 60 à 70 % de leur masse corporelle au début de l'été (Fortin, 2002; Plourde, 2011), le zooplancton du lac a été très peu étudié. Or, en tant que maillon essentiel dans la chaîne du transfert d'énergie de la production primaire vers les niveaux trophiques supérieurs, le zooplancton a un rôle essentiel dans les écosystèmes aquatiques et l'étude de sa dynamique ainsi que des facteurs environnementaux contrôlant cette dynamique sont alors fondamentaux pour pouvoir assurer une meilleure gestion durable des espèces de poissons du lac Saint-Jean et également de façon plus générale d'améliorer les connaissances sur la production secondaire du lac et sur son écologie.

## **OBJECTIFS DE LA THÈSE**

L'objectif général de la thèse est donc de définir la dynamique du zooplancton du lac Saint-Jean, réservoir oligotrophe du Bouclier boréal canadien, et d'identifier les facteurs pouvant influencer cette dynamique. Pour étudier cette dynamique, des échantillonnages synoptiques de zooplancton, de biomasse phytoplanctonique et des propriétés de l'eau ont été réalisés de mai à octobre pendant la période d'eau libre de glace en 2006 et 2007. Un échantillonnage de ces composantes a également été réalisé à deux stations en 2008 pendant cette même période. L'introduction générale définit le sujet de la thèse, les différentes notions et différents outils d'étude s'y rapportant ainsi que sa problématique. Les Chapitres I, II et III présentent les résultats de la thèse sous la forme d'articles scientifiques qui répondent à trois objectifs spécifiques. La dernière section de la thèse est une synthèse des résultats de ces chapitres et établit différentes perspectives d'étude relatives à cette thèse.



Le Chapitre I vise à décrire la dynamique structurelle saisonnière et spatiale des communautés de crustacés zooplanctoniques du lac Saint-Jean, à déterminer les espèces les plus importantes dans les assemblages spécifiques, à identifier les facteurs environnementaux contribuant le plus à la structure de cette communauté et d'examiner comment ces facteurs influencent cette dynamique. L'abondance des espèces zooplanctoniques, la biomasse phytoplanctonique ainsi que la température ont été mesurées à 12 stations sur 9 et 10 dates en 2006 et 2007 respectivement. Les résultats ont mis en évidence les deux principales espèces de la communauté zooplanctonique, un copépode calanoïde et un copépode cyclopoïde, ainsi que l'existence d'une différence interannuelle dans la structure de cette communauté.

D'après les résultats du Chapitre I, l'objectif du Chapitre II est d'identifier les principaux processus (ascendants et descendants) qui gouvernent la dynamique de population de ces deux principales espèces de copépodes de la communauté zooplanctonique du lac. Dans ce chapitre, les taux de mortalité, de survie et de recrutement stade-spécifiques ont été comparés entre ces deux populations et l'interaction des forces ascendantes et descendantes sur ces deux populations a été analysée. L'influence de différents facteurs environnementaux abiotiques et biotiques sur la mortalité des jeunes stades a été étudiée et a mis en évidence l'importance des processus de densité-dépendance pour les deux espèces ainsi que des différences interannuelles dans le contrôle de la dynamique de population du calanoïde.

Le Chapitre III a pour objectif d'étudier la prédation intraguilde, mise en exergue dans le Chapitre II, au sein du réseau trophique pélagique du lac Saint-Jean à l'aide d'analyse d'isotopes stables dont l'échantillonnage a eu lieu en 2008. En décrivant la structure du réseau trophique ainsi que la contribution de sources de nourriture potentielles dans la diète de certaines espèces zooplanctoniques, les principaux acteurs (prédateurs et proies potentielles) impliqués dans la prédation intraguilde ont été identifiés, dont les deux principales espèces zooplanctoniques du

lac. Ce chapitre permet ainsi d'étayer les résultats obtenus au Chapitre II sur l'existence de compétition et de prédation intragilde au sein des deux principales populations de copépodes de l'écosystème pélagique du lac Saint-Jean.

## **PORTÉE DE L'ÉTUDE**

Cette étude est tout d'abord la première à documenter la structure et la dynamique spatio-temporelle du zooplancton du lac Saint-Jean réalisée à l'aide d'un échantillonnage synoptique du lac pendant la période de glace libre de mai à octobre pendant deux années consécutives, permettant ainsi une couverture spatiale et temporelle de haute résolution de ce lac du Bouclier canadien. L'étude est également unique en limnologie, car elle est la première à s'intéresser à la dynamique de deux populations de copépodes en utilisant la méthode de table de vie par analyse transversale (« vertical life table »). Cette méthode est couramment utilisée en océanographie pour estimer les taux de mortalité stade-spécifiques de populations de copépodes en partant du stade œuf aux stades naupliens puis aux différents stades copépodites et ensuite calculer les taux de survie et de recrutement. L'étude permet de mettre en évidence les différents stades les plus enclins à un faible recrutement ainsi que les différents facteurs environnementaux gouvernant la dynamique de ces deux populations du lac Saint-Jean. De tels résultats permettraient d'essayer de mieux appréhender et comprendre la dynamique de populations des poissons du lac Saint-Jean.

De façon générale, cette étude peut ainsi devenir une excellente base de connaissances pour pouvoir développer et assurer une meilleure gestion durable des ressources en poissons du lac reconnu pour sa pêche sportive et ainsi contribuer indirectement à l'économie de la région du Saguenay-Lac-Saint-Jean.

## CHAPITRE I

# **SEASONAL AND SPATIAL DYNAMICS OF THE CRUSTACEAN ZOOPLANKTON COMMUNITY IN A LARGE BOREAL OLIGOTROPHIC RESERVOIR**

Alexandra Marion<sup>1</sup>, Pascal Sirois<sup>1</sup>, Stéphane Plourde<sup>2</sup>

<sup>1</sup> Chaire de recherche sur les espèces aquatiques exploitées, Laboratoire des sciences aquatiques, Département des sciences fondamentales, Université du Québec à Chicoutimi, 555 boulevard de l'Université, Chicoutimi, Québec, Canada G7H 2B1

<sup>2</sup> Maurice Lamontagne Institute, Fisheries and Oceans Canada, 850 route de la mer, Mont-Joli, Québec, Canada G5H 3Z4

in preparation for submission

## 1.1 RÉSUMÉ

La dynamique structurelle d'une communauté de crustacés zooplanctoniques est influencée par des facteurs abiotiques et biotiques. L'hétérogénéité saisonnière et spatiale de ces facteurs environnementaux altèrent la structure de la communauté zooplanctonique d'un lac. Nous avons étudié la dynamique de la communauté de crustacés zooplanctoniques et sa composition dans le lac Saint-Jean, Québec, Canada à travers des analyses univariées et multivariées de données d'échantillonnage pendant deux années. Cette communauté était dominée par le calanoïde *Leptodiaptomus ashlandi* et le cyclopoïde *Diacyclops bicuspidatus thomasi*. Ces deux espèces, avec le cladocère *Bosmina* sp., représentaient plus de la moitié de l'abondance relative de la communauté de crustacés. La communauté de crustacés zooplanctoniques a montré un changement saisonnier qui différait entre les deux années due principalement aux différents patrons d'abondance de *L. ashlandi*. Cette variation interannuelle peut être vraisemblablement expliquée par la prédation des vertébrés (jeunes de l'année d'éperlan arc-en-ciel, *Osmerus mordax*) et la variabilité interannuelle dans la période de floraison printanière phytoplanctonique. *L. ashlandi* et *D. bicuspidatus thomasi* dominaient l'assemblage zooplanctonique à la mi-mai en 2006 alors que le cyclopoïde caractérisait l'assemblage zooplanctonique à la mi-mai en 2007. Les calanoïdes et les cladocères étaient des espèces dominantes de juin à octobre pendant les deux années avec *L. ashlandi* comme membre le plus abondant de l'assemblage zooplanctonique. La communauté de crustacés zooplanctoniques variait également spatialement avec une abondance d'organismes zooplanctoniques plus importante dans les zones stratifiées comparé aux zones non stratifiées, une conséquence probable d'une prédation des vertébrés de jeunes de l'année d'éperlan arc-en-ciel plus élevée dans les zones pélagiques peu profondes. Nos résultats soulignent l'importance de la prédation des vertébrés mais également de la disponibilité phytoplanctonique et des températures pour expliquer l'hétérogénéité temporelle et spatiale de la communauté des crustacés zooplanctoniques du lac Saint-Jean.

Mots-clés : assemblages spécifiques, lac Saint-Jean, prédation des vertébrés, stratification thermal, structure des communautés zooplanctoniques, succession saisonnière

## 1.2 ABSTRACT

The structural dynamics of a crustacean zooplankton community are influenced by abiotic and biotic factors. The seasonal and spatial heterogeneity of these environmental factors alters the structure of a lake's zooplankton community. We investigated the dynamics of the crustacean zooplankton community and its composition in Lake Saint-Jean, Quebec, Canada, through univariate and multivariate analyses of a two years of data. This community was dominated by the calanoid *Leptodiatomus ashlandi* and the cyclopoid *Diatomus bicuspidatus thomasi*. These two species, together with the cladoceran *Bosmina* sp., represented more than half of the relative abundance of the crustacean community. The crustacean zooplankton community showed a seasonal shift that differed between the two years mainly due to the different patterns in *L. ashlandi* abundance. This interannual variation can likely be explained by vertebrate predation (YOY rainbow smelt, *Osmerus mordax*) and the timing of the phytoplankton spring bloom. *L. ashlandi* and *D. bicuspidatus thomasi* dominated the zooplankton assemblage in mid-May 2006 while the cyclopoid characterized the zooplankton assemblage in mid-May 2007. Calanoids and cladocerans were dominant from June to October in both years with *L. ashlandi* being the most abundant member of the zooplankton assemblage. The crustacean zooplankton community was also spatially variable with a higher abundance of zooplankton in stratified zones compared to unstratified zones, a probable consequence of higher vertebrate predation by YOY rainbow smelts in the unstratified shallow pelagic areas. Our results highlight the importance of vertebrate predation but also of phytoplankton availability and temperatures in explaining the seasonal and spatial heterogeneity of the crustacean zooplankton community in Lake Saint-Jean.

Keywords: Lake Saint-Jean; seasonal succession; species assemblages; thermal stratification; vertebrate predation; zooplankton community structure

### 1.3 INTRODUCTION

Crustacean zooplankton communities are determined by the interaction between both abiotic (e.g. temperature) and biotic factors (e.g. phytoplankton abundance, competition, predation by vertebrates and invertebrates) with the life history traits of zooplankton (Brooks and Dodson, 1965; DeMott, 1989; Gillooly, 2000; Pinel-Alloul, 1995; Pothoven *et al.*, 2013). The structure of these communities depends on the variable relative importance of these environmental factors. An importance that is seasonally and spatially variable and which differs between biological systems (Barbiero *et al.*, 2014; Pinel-Alloul *et al.*, 1999).

Crustacean zooplankton are ectothermic organisms that are strongly affected by temperature. Temperature acts directly on zooplankton physiological processes, feeding rates and metabolism (Hart and Bychek, 2011; Jiménez-Melero *et al.*, 2012; Koussoroplis *et al.*, 2014). In addition to temperature, phytoplankton resources (in terms of quantity and quality) also influences the growth and development of crustacean zooplankton (Diekmann *et al.*, 2009; Hart, 1996; Jersabek and Schabetsberger, 1995; Von Elert and Stampfl, 2000). Temperature and phytoplankton resources fluctuate seasonally, consequently both these factors contribute to influence zooplankton community structure throughout seasons (Rahkola-Sorsa *et al.*, 2014; Reynolds, 1989; Sommer *et al.*, 2012).

Temperature influences also the crustacean zooplankton community by thermally stratifying the water column, thereby spatially structuring the zooplankton community based on the thermal preference of zooplankton and algal species and the dependence of phytoplankton growth on the onset of thermal stratification (Berger *et al.*, 2010; Cushing, 1989; Jobin and Beisner, 2014; Thackeray *et al.*, 2006). Thermal stratification creates a refuge for some species from vertebrate or invertebrate predation, but this refuge can be modified as the thermocline depth becomes altered (e.g. deepened) by climatic conditions. This has consequences for phytoplankton

dynamics, nutrient supply and light availability (Gauthier *et al.*, 2014; Huisman *et al.*, 2004; MacPhee *et al.*, 2011; Winder and Sommer, 2012).

The heterogeneous nature of the environmental factors driving the zooplankton communities has a marked impact on lakes as these small waterbodies are sensitive to environmental change (Adrian *et al.*, 2009; Rogora *et al.*, 2018). Interannual variations in the seasonal succession of phytoplankton (Müller-Navarra *et al.*, 1997) are often related to climate variability—affecting the timing of ice break-up, for example—as well as nutrient loading (Jassby *et al.*, 1990; Thackeray *et al.*, 2008). An earlier ice break-up can produce a more precocious thermal stratification and alter phytoplankton phenology by favoring diatoms and green algae earlier in the season when turbulent habitats are dominant (Adrian *et al.*, 1999; Huisman *et al.*, 2004; Thackeray, 2012). Such changes at the level of the phytoplankton assemblage are advantageous for some zooplankton species and planktivorous fish (Jassby *et al.*, 1990; Seebens *et al.*, 2009; Seebens *et al.*, 2007).

Vertebrate and invertebrate predation also has a substantial impact on crustacean zooplankton communities as size selective predation can structure these communities. In general, the presence of intense vertebrate predation leads to the dominance of small zooplankton species, due to the reduction of competitive interactions from larger species (intraguild predation or competition), while invertebrate predation removes small species in favor of larger ones (Detmer *et al.*, 2017; Kerfoot *et al.*, 2016; Pichlová and Brandl, 2003; Wong and Sprules, 1985). However, there are a few exceptions where vertebrate predation has increased the abundance of larger cladocerans (Estlander *et al.*, 2017), and where invertebrate predation has had a greater impact on larger species than vertebrate predation (Drouin *et al.*, 2009). These general patterns have been well documented in cases of fish invasion or fish population declines. In Lake Ontario, recent changes in the structure of the crustacean zooplankton community were characterized by a shift from the

dominance of cyclopoid copepods and bosminids to a dominance of calanoid copepods due to a decrease in alewife (*Alosa pseudoharengus*) predation (Barbiero *et al.*, 2014). However, this change was also associated by the authors with an increase of invertebrate predators due to a decrease in alewife predation. In two lakes situated in the Laurentian Great Lakes region, zooplankton communities dominated by cyclopoid copepods replaced a calanoid and cyclopoid copepod-dominated community in one lake and a cladoceran and cyclopoid-dominated community in the other lake due to an invasion of rainbow smelt (*Osmerus mordax*) in both lakes (Beisner *et al.*, 2003). The effect of vertebrate predation on crustacean zooplankton community structure depends on fish density and life history, resource availability, the presence and composition of planktivorous invertebrates and abiotic factors that can also influence the zooplankton structure (Johannsson *et al.*, 1991; Johannsson and O’Gorman, 1991; Nicolle *et al.*, 2011; Vanderploeg *et al.*, 2012).

This study aims to describe the seasonal and spatial dynamics of the crustacean zooplankton community of Lake Saint-Jean, Quebec, Canada, identify those environmental factors influencing zooplankton community structure, and clarify how these factors influence zooplankton dynamics in this boreal reservoir. Over the last thirty years, the standing stocks of landlocked Atlantic salmon (*Salmo salar*)—the most important sport fish of Lake Saint-Jean—and its preferential prey, rainbow smelt (*Osmerus mordax*), have varied greatly with drastic declines in the early 1990s and 2000s (Fortin, 2002; Lefebvre, 2003; Lévesque *et al.*, 2018; Plourde-Lavoie and Sirois, 2017b). We hypothesized that, besides temperature and phytoplankton resources, young-of-the-year (YOY) rainbow smelt (*Osmerus mordax*) predation influences the lake’s zooplankton community structure both seasonally and spatially, and likely contributes to interannual variations in the zooplankton community related to its standing stock. Based on a two-year synoptic sampling of Lake Saint-Jean over the ice-free season at a high temporal and spatial resolution, we present the seasonal distribution of the four main zooplankton species and the seasonal and spatial



variability of the crustacean zooplankton assemblages. This represents the first study to focus on the crustacean zooplankton community of Lake Saint-Jean. This knowledge will contribute to the synthesis of information regarding secondary producers, which are the main prey species of the key forage fish of Lake Saint-Jean, and thereby improve our understanding on the ecology of this boreal aquatic ecosystem.

## 1.4 METHODS AND MATERIALS

### 1.4.1 Study site

Lake Saint-Jean (48°35'40" N, 72°01'50"W) is a large dimictic reservoir located in the Boreal Shield ecozone in Quebec, Canada (Fig. 1.1). This hydroelectric reservoir has a surface area of 1,053 km<sup>2</sup> and a catchment area of 73,000 km<sup>2</sup> that is 92% covered by boreal forest. The lake has a mean and maximum depths of 11 m and 63 m, respectively, with a subconical bathymetry (Jones *et al.*, 1979). Twenty-one rivers flow into the lake with the main Ashuapmushuan, Mistassini and Péribonka rivers contributing 75% of the total water supply (Hébert, 1995). The lake is generally covered by ice from December to May. Over much of the ice-free period, water mass circulation is driven by the prevailing northwesterly winds although southwesterly winds are more dominant in the summer (Jones *et al.*, 1979). Surface currents are stronger in the shallow pelagic zones (Leclerc, 1985). The lake is also influenced by anthropic factors. Since 1926, hydroelectric dams have controlled water levels on the lake. As well, the lake is surrounded by agricultural fields and actively logged forests. The regional climate is humid continental with warm and humid summers and long, cold and snowy winters. The lake is renowned for its sport fishery of the valuable landlocked Atlantic salmon (*Salmo salar*) as well as walleye (*Sander vitreus*) and burbot (*Lota lota*) (Legault, 1985).

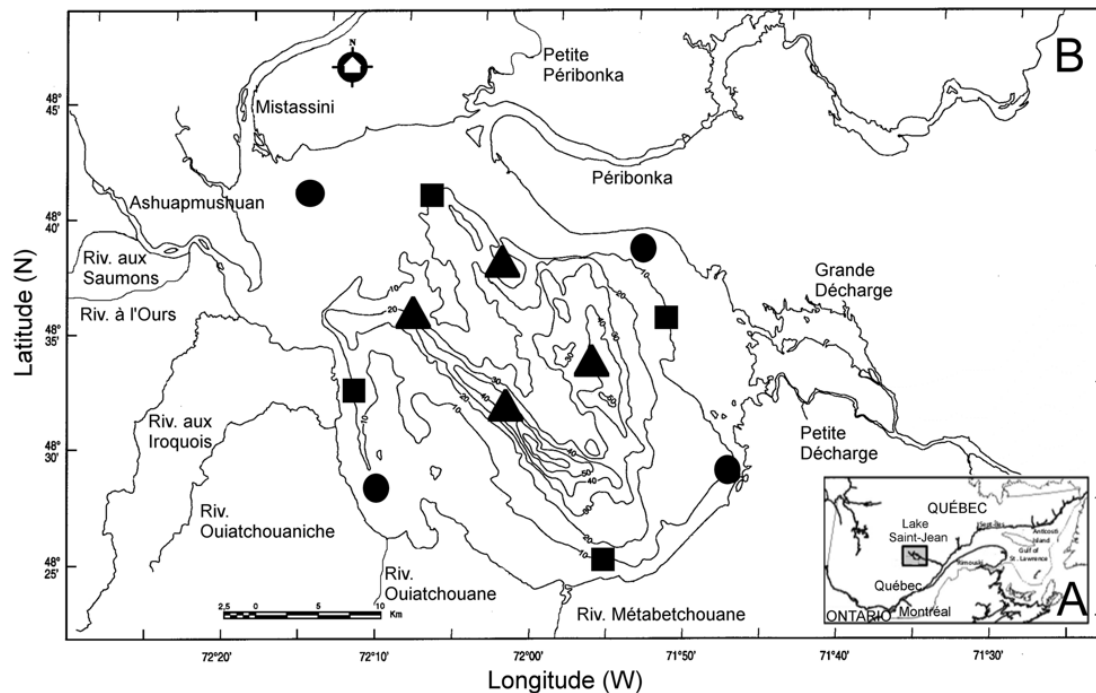


Fig. 1.1. (A) Lake Saint-Jean, in the south-central Québec, Canada. (B) Sampling locations with symbols representing their isobaths (● < 4 m, ■  $\approx$  10 m and ▲ > 20 m), isobaths, the main inflowing rivers and the two outflowing branches (Grande Décharge, Petite Décharge).

#### 1.4.2 Sample collection

Following ice break-up in May, samples were collected on a bi-weekly basis (May to October) over two years (2006 and 2007). Sampling occurred at 12 randomly distributed stations at three distinct depths (<4 m, 10 m and >20 m). Sampling stations covered the complete area of Lake Saint-Jean (Fig. 1.1). At each station, vertical temperature profiles were recorded using a YSI 550 A instrument during the 2006 field season as well as in May 2007. After this, a SeaBird SBE 19 plus CTD sensor, which also collected fluorescence data, was used. Secchi depth was measured at each station for both years to determine water transparency. Surface water samples were collected from all 12 stations in May 2007 to assess surface chlorophyll a (Chl a) concentrations.

From June to October 2007, water samples for Chl *a* were collected from three stations. During daytime, zooplankton were sampled with a Bongo net (0.50 m diameter) equipped with 158  $\mu\text{m}$  mesh netting and towed obliquely from 1, 2 and 5 m from the lake bottom to the surface (depending on the water depth at the station). Zooplankton were anaesthetized using carbonated water and immediately preserved in 4% sugar-buffered formaldehyde. Young-of-the-year (YOY) rainbow smelt (*Osmerus mordax*) were obtained from the annual standardized trawling survey of the Ministère des Forêts, de la Faune et des Parcs du Québec (unpublished data) undertaken during 6–10 days in late July–early August of each year.

### 1.4.3 Laboratory procedures

Chl *a* concentrations were determined through the fluorometric analysis of the subsamples filtered onto Whatman GF/F glass fiber filters. Concentrations were calculated using the equations of Holm-Hansen *et al.* (1965) following 24 h extraction in 90% acetone at 5° C (Parsons *et al.*, 1984). Chl *a* concentrations from 2007, from stations where water samples were not collected, were estimated by converting CTD fluorescence data to Chl *a* biomass using a linear regression between fluorescence and extracted Chl *a* ( $r^2 = 0.81$ ,  $n = 24$ ,  $p < 0.001$ ). Chl *a* concentrations from 2006 were assessed using Secchi depth and the correlation between Chl *a* biomass and Secchi depth from 2007 ( $r^2 = 0.33$ ,  $n = 96$ ,  $p < 0.001$ ).

At least 200 cladocerans and copepods from each of the samples were enumerated and identified to the lowest taxonomic level possible (Edmondson, 1959; Pennak, 1978). As the study focused on crustacean zooplankton organisms, rotifers were not included in the analyses. Copepod nauplii were also excluded as the 158  $\mu\text{m}$  mesh size did not collect them adequately. Due to the size selectivity of the 158  $\mu\text{m}$  mesh net, the abundance of calanoid and cyclopoid copepods (C1 and C2) was

corrected using body size measurements to estimate size-specific retention coefficients based on standard equations (Nichols and Thompson, 1991).

#### 1.4.4 Data analysis

We used both univariate and multivariate approaches to evaluate the seasonal and spatial dynamics of the crustacean zooplankton community. Univariate analyses were conducted using JMP® 9 (SAS Institute Inc., 2010). Multivariate analyses were carried out with PRIMER (Plymouth Routine in Multivariate Ecological Research) version 6 (Clarke and Gorley, 2006).

Temperature (average water temperature above the thermocline, circa 10 m deep) and Chl *a* concentrations were used to characterize environmental similarity between samples. Cluster analysis with complete linkage was performed on a Euclidean distance matrix based on standardized environmental data (mean of zero and standard deviation of 1) to generate groups (clusters) for both years. A SIMPROF test ( $\alpha = 0.05$  and 999 permutations) was performed to validate these groups. For each year, one-way analysis of variance (ANOVA) was used to compare temperature and Chl *a* concentrations between environmental defined via cluster analysis and spatial groups defined by water column stratification at the stations (stratified vs unstratified).

Diversity indices, including species richness (*S*), Shannon-Wiener diversity (*H'*) and Pielou's evenness (*J'*), were calculated for both years using species abundance at each station. For each year, one-way analysis of variance (ANOVA) compared these diversity indices, total abundance of crustacean zooplankton, calanoids, cyclopoids and cladocerans as well as *Diacyclops bicuspidatus thomasi*, *Leptodiatomus ashlandi*, *Bosmina* sp. and *Daphnia* spp. between environmental groups and between spatial groups (stratified vs unstratified). Normality and homoscedasticity of these variables

were verified and, when necessary, data were transformed to meet the assumptions.

To visually assess the seasonal and spatial differences in crustacean zooplankton assemblages, non-metric multidimensional scaling (nMDS) was run using Bray-Curtis dissimilarities and fourth-root transformed zooplankton abundance data for each year. This latter transformation down-weights the importance of abundant species, thereby allowing less abundant species to exert some influence on the calculation of similarities (Clarke and Warwick, 2001). A one-way analysis of similarity (ANOSIM) was then used to test for differences in the zooplankton communities between the environmental and spatial groups. Finally, the SIMPER (SIMilarity of PERcentage) routine identified those species most contributing to the environmental and spatial grouping/separation and determined their contribution to the zooplankton assemblages.

## 1.5 RESULTS

### 1.5.1 Crustacean zooplankton community characteristics and seasonal patterns

A total of 39 crustacean taxa were identified including six calanoid, nine cyclopoid, and 24 cladoceran taxa (Table 1.1). The most abundant taxon was the calanoid *L. ashlandi*, which accounted for more than 35% of total abundance of the crustacean zooplankton community in both years. It was followed by the cyclopoid *D. bicuspidatus thomasi* representing more than 22% of total abundance and the cladoceran *Bosmina* sp. representing more than 16% of total abundance in both years (Table 1.1). *Daphnia longiremis*, *Acanthocyclops vernalis*, *Holopedium gibberum*, *Daphnia retrocurva*, *Daphnia galeata mendotae* and *Mesocyclops edax* contributed between 1% to 6% of total abundance of the zooplankton community; the remaining taxa each represented less than 1%.

The seasonal patterns in the abundance of the main species varied between the two years mainly due to seasonal patterns in the abundance of *L. ashlandi*. Peaks in calanoid abundance occurred in mid-July and mid-August for 2006 and 2007, respectively, while *D. bicuspidatus thomasi* abundance peaked in June in both years (Fig. 1.2A and B). The abundance of *L. ashlandi* was low from August to October in 2006 contrary to 2007 where its abundance decreased in September. The abundance of *Bosmina* sp. peaked at the end of July and mid-July for 2006 and 2007, respectively. The abundance of *Daphnia* spp. was high in late June and mid-July for 2006 and 2007, respectively.

Table 1.1. Contribution of taxa (%) to the crustacean zooplankton community of Lake Saint-Jean in 2006 and 2007.

Species	2006	2007
<b>Calanoida</b>		
<i>Epischura lacustris</i>	0.79	0.50
<i>Eurytemora affinis</i>	0.08	0.06
<i>Leptodiaptomus ashlandi</i>	35.31	40.35
<i>Leptodiaptomus minutus</i>	0.48	0.33
<i>Limnocalanus macrurus</i>	0.17	0.40
<i>Skistodiaptomus oregonensis</i>	0.01	-
Non-identified Calanoida	<0.01	-
Non-identified Diaptomidae	<0.01	-
<b>Cyclopoida</b>		
<i>Acanthocyclops vernalis</i>	3.64	2.34
<i>Cyclops scutifer</i>	0.10	0.08
<i>Diacyclops bicuspidatus thomasi</i>	22.22	28.74
<i>Ergasilus</i> sp.	<0.01	<0.01
<i>Eucyclops agilis</i>	-	<0.01
<i>Mesocyclops edax</i>	1.32	0.32
<i>Microcyclops varicans rubellus</i>	<0.01	<0.01
<i>Paracyclops canadensis</i>	-	<0.01
<i>Tropocyclops prasinus mexicanus</i>	0.38	0.06
Non-identified Cyclopoida	0.73	0.47
<b>Cladocera</b>		
<i>Acroperus harpae</i>	<0.01	<0.01
<i>Alona quadrangularis</i>	-	<0.01
<i>Alonella</i> sp.	-	<0.01
<i>Bosmina</i> sp.	19.32	15.89
<i>Camptocercus rectirostris</i>	-	<0.01
<i>Ceriodaphnia quadrangula</i>	0.01	0.01
<i>Ceriodaphnia reticulata</i>	-	<0.01
Chydoridae	<0.01	-
<i>Chydorus piger</i>	<0.01	-
<i>Chydorus sphaericus</i> cplx	0.03	0.04
<i>Daphnia dubia</i>	0.83	0.11
<i>Daphnia galeata mendotae</i>	2.42	3.05
<i>Daphnia longiremis</i>	6.20	2.75
<i>Daphnia retrocurva</i>	2.48	1.83
<i>Daphnia</i> sp.	0.23	0.19
<i>Diaphanosoma</i> sp.	0.06	0.03
<i>Holopedium gibberum</i>	2.92	2.23
<i>Latona setifera</i>	-	<0.01
<i>Leptodora kindtii</i>	0.03	0.05
<i>Leydigia leydigi</i>	<0.01	-
<i>Monospilus dispar</i>	<0.01	-
<i>Ophryoxus gracilis</i>	<0.01	<0.01
<i>Polyphemus pediculus</i>	0.21	0.18
<i>Rhynchotalona falcata</i>	<0.01	<0.01
<i>Sida crystallina</i>	0.02	<0.01

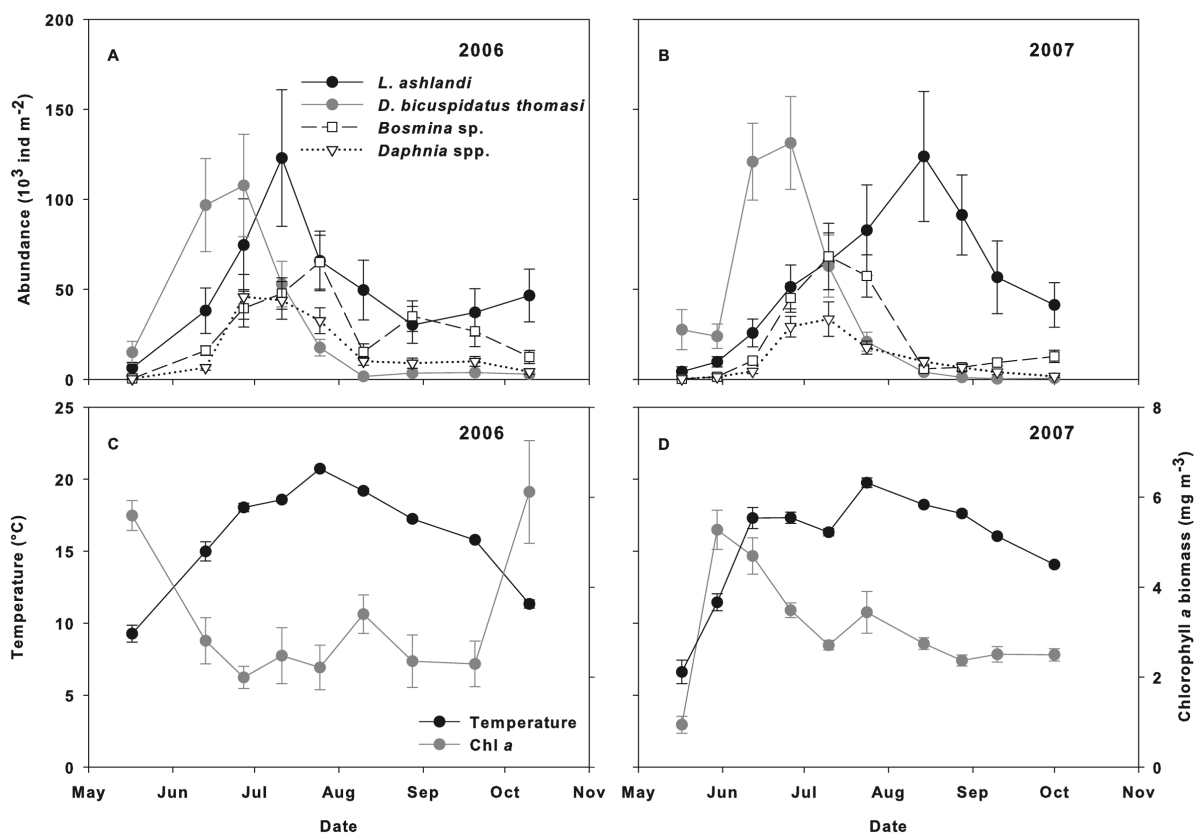


Fig. 1.2. Abundances ( $10^3 \text{ ind} \cdot \text{m}^{-2}$ ) of the four main zooplankton species of Lake Saint-Jean in (A) 2006 and (B) 2007. Seasonal variations of temperature ( $^{\circ}\text{C}$ ) and chlorophyll *a* biomass ( $\text{mg} \cdot \text{m}^{-3}$ ) in (C) 2006 and (D) 2007. Values represent the mean  $\pm$  standard error.

### 1.5.2 Environmental conditions

Water temperature and Chl *a* concentrations had marked seasonal variations in both years. In 2006 and 2007, temperatures peaked at the end of July at  $20^{\circ}\text{C}$ . Warm water temperatures ( $\geq 15^{\circ}\text{C}$ ) were present from June to late September in 2006 and from June to October in 2007 (Fig. 1.2C and D). Chl *a* concentrations had peaks in mid-May and mid-October at ca.  $6 \text{ mg} \cdot \text{m}^{-3}$  in 2006 whereas the highest concentrations occurred in late May and June in 2007 at  $5.2 \text{ mg} \cdot \text{m}^{-3}$  (Fig. 1.2C and D).



Cluster analyses revealed two and three distinct clusters among the environmental conditions for 2006 and 2007, respectively. In both years, there were significant differences between/among the groups in terms of temperature and Chl *a* concentrations (Fig. 1.3A and B and Table 1.2). In 2006, Group A, composed of samples from mid-May and mid-October, had the lowest temperature and the highest Chl *a* concentration (6.6 mg m<sup>-3</sup>). The Group B samples were from mid-June to September and had the highest temperatures and lowest Chl *a* concentrations. In 2007, Group A, composed of samples from mid-May, had the lowest temperature and the lowest Chl *a* concentrations (1.12 mg m<sup>-3</sup>) (Fig. 1.2C and D and Table 1.2). The Group B samples, from the end of May, were characterized by the highest Chl *a* concentrations for the year. Group C, corresponding to samples collected from mid-June to October 2007, was defined by the highest mean temperatures and a lower Chl *a* concentration than that of Group B (Table 1.2).

Temperature showed no significant differences between the unstratified and stratified zones for both years. However, Chl *a* concentrations were highest in unstratified zones in 2006 and highest in stratified samples in 2007 (Table 1.3).

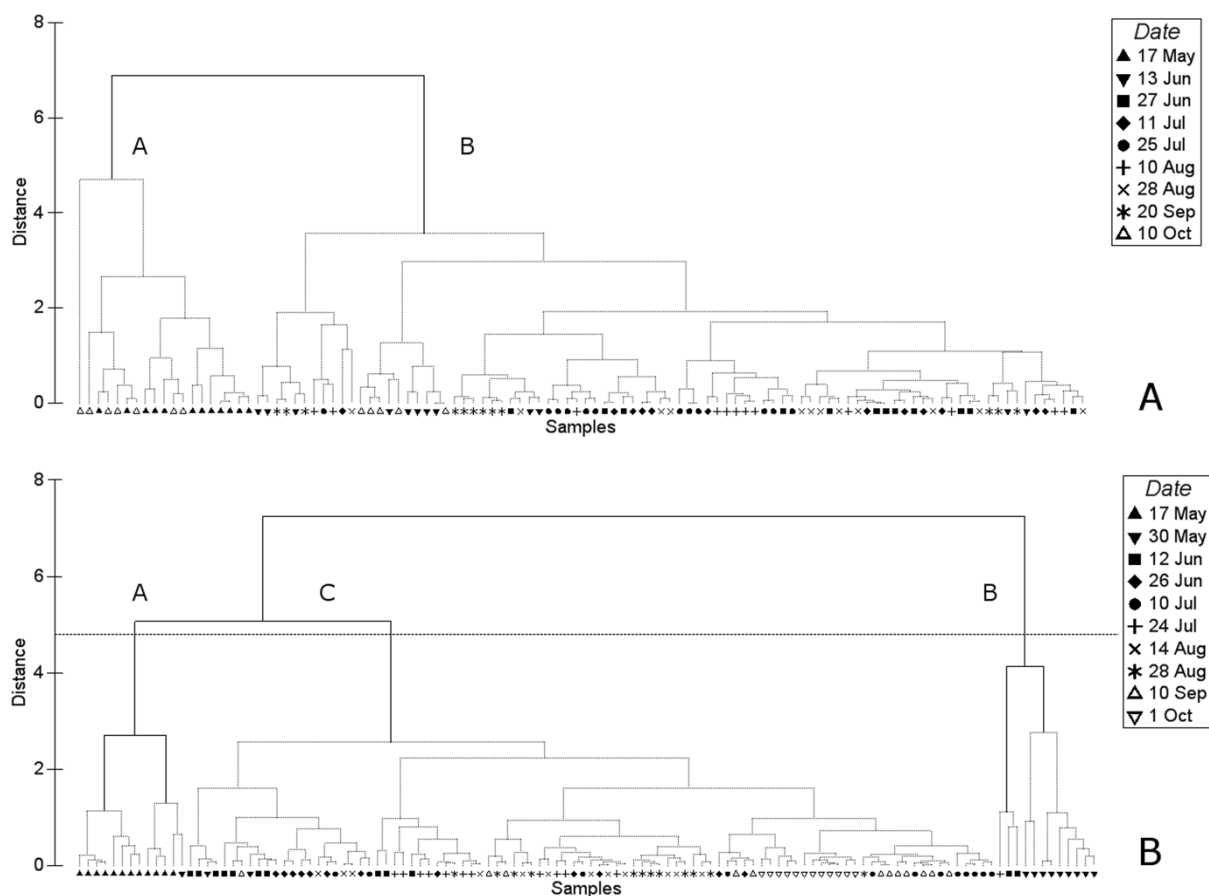


Fig. 1.3. Dendrograms from the complete linkage hierarchical cluster analyses of the environmental data in (A) 2006 and (B) 2007. Bold lines indicate significant groups according to the SIMPROF test ( $p < 0.05$ ). Samples are labelled according to sampling date. Capital letters correspond to the environmental groups discussed in the text and Table 1.2.

Table 1.2. Summary of 2006 and 2007 mean temperature ( $^{\circ}\text{C}$ ), chlorophyll *a* biomass ( $\text{mg}\cdot\text{m}^{-3}$ ), zooplankton taxa abundance ( $10^3 \text{ ind}\cdot\text{m}^{-2}$ ) and diversity indices for the environmental groups derived from cluster analyses. Values represent the mean  $\pm$  standard error. Asterisks indicate significant differences between the groups.

	Environmental group						
	2006			2007			
	A	B		A	B	C	
Sample size	19	89		13	12	95	
Environmental parameters							
Temperature	9.89 ± 0.44	17.46 ± 0.26	***	6.91 ± 0.81	13.13 ± 1.32	16.93 ± 0.19	***
Chl <i>a</i>	6.60 ± 0.62	2.53 ± 0.18	***	1.12 ± 0.25	6.23 ± 0.44	2.93 ± 0.07	***
Groups							
Calanoida	14.94 ± 5.75	63.17 ± 8.11	**	4.83 ± 2.57	10.87 ± 3.29	70.00 ± 7.86	***
Cyclopoida	13.71 ± 4.28	48.19 ± 6.79	**	30.31 ± 10.57	39.34 ± 11.41	46.25 ± 6.89	n.s
Cladocera	4.54 ± 1.85	61.63 ± 5.94	***	0.94 ± 0.39	12.23 ± 6.51	43.94 ± 5.44	***
Species							
Calanoida							
<i>Leptodiaptomus ashlandi</i>	14.64 ± 5.67	60.46 ± 7.97	***	4.14 ± 2.53	9.44 ± 2.94	68.04 ± 7.72	***
Cyclopoida							
<i>D. bicuspidatus thomasi</i>	9.65 ± 4.14	37.94 ± 6.97	***	29.89 ± 10.50	36.52 ± 11.28	41.02 ± 7.05	n.s
Cladocera							
<i>Bosmina</i> sp.	3.19 ± 1.31	34.12 ± 3.61	***	0.39 ± 0.17	8.71 ± 6.35	26.34 ± 3.78	***
<i>Daphnia</i> spp.	1.28 ± 0.62	21.62 ± 2.95	***	0.38 ± 0.16	2.72 ± 1.01	13.31 ± 1.90	***
Total zooplankton abundance	33.19 ± 9.39	172.99 ± 16.76	***	36.08 ± 12.21	62.44 ± 12.98	160.20 ± 14.64	**
Species richness (S)	10.37 ± 0.74	11.02 ± 0.26	n.s	8.62 ± 1.06	10.17 ± 0.71	10.01 ± 0.25	n.s
Diversity ( <i>H'</i> )	1.32 ± 0.11	1.44 ± 0.04	n.s	0.83 ± 0.16	1.14 ± 0.12	1.25 ± 0.04	**
Evenness ( <i>J'</i> )	0.56 ± 0.03	0.60 ± 0.01	n.s	0.38 ± 0.06	0.49 ± 0.04	0.55 ± 0.01	*

\*, \*\*, \*\*\* represent *p* values < 0.01, 0.001, 0.0001 and n.s: not significant

Table 1.3. Summary of 2006 and 2007 mean temperature ( $^{\circ}\text{C}$ ), chlorophyll *a* biomass ( $\text{mg}\cdot\text{m}^{-3}$ ), YOY rainbow smelt ( $\text{ind}\cdot 1000\text{ m}^{-2}$ ), zooplankton taxa abundance ( $10^3\text{ ind}\cdot\text{m}^{-2}$ ) and diversity indices in unstratified and stratified zones. Values represent the mean  $\pm$  standard error. Asterisks indicate significant differences between the two zones. YOY rainbow smelt were not sampled at all the sampling events.

	Spatial group			2007		
	2006			Unstratified	Stratified	
<b>Sample size</b>	53	55		55	65	
<b>Environmental parameters</b>						
Temperature	16.26 $\pm$ 0.47	15.99 $\pm$ 0.54	n.s	14.78 $\pm$ 0.60	16.05 $\pm$ 0.42	n.s
Chl <i>a</i>	3.83 $\pm$ 0.37	2.69 $\pm$ 0.27	*	2.59 $\pm$ 0.18	3.47 $\pm$ 0.18	**
<i>O. mordax</i>	980.44 $\pm$ 397.48	26.84 $\pm$ 9.19	**	38.59	18.49 $\pm$ 8.62	
<b>Groups</b>						
Calanoida	20.52 $\pm$ 4.34	87.60 $\pm$ 11.45	***	29.18 $\pm$ 5.77	80.59 $\pm$ 10.44	***
Cyclopoida	18.74 $\pm$ 5.19	64.65 $\pm$ 9.26	***	15.71 $\pm$ 3.23	67.63 $\pm$ 9.19	***
Cladocera	29.79 $\pm$ 4.15	72.59 $\pm$ 8.84	*	14.35 $\pm$ 2.34	54.52 $\pm$ 7.50	***
<b>Species</b>						
<b>Calanoida</b>						
<i>Leptodiaptomus ashlandi</i>	19.27 $\pm$ 4.28	84.32 $\pm$ 11.26	***	28.33 $\pm$ 5.70	78.05 $\pm$ 10.27	***
<b>Cyclopoida</b>						
<i>D. bicuspidatus thomasi</i>	10.00 $\pm$ 5.17	55.10 $\pm$ 9.54	***	10.84 $\pm$ 3.25	63.49 $\pm$ 9.37	***
<b>Cladocera</b>						
<i>Bosmina</i> sp.	19.77 $\pm$ 3.20	37.26 $\pm$ 5.22	***	9.04 $\pm$ 1.90	32.53 $\pm$ 5.82	***
<i>Daphnia</i> spp.	6.94 $\pm$ 1.24	28.74 $\pm$ 4.41	***	3.35 $\pm$ 0.82	17.19 $\pm$ 2.58	***
<b>Total zooplankton abundance</b>	69.06 $\pm$ 9.49	224.84 $\pm$ 23.44	***	59.24 $\pm$ 8.13	202.74 $\pm$ 18.34	***
<b>Species richness (S)</b>	11.34 $\pm$ 0.35	10.49 $\pm$ 0.36	n.s	10.00 $\pm$ 0.39	9.77 $\pm$ 0.30	n.s
<b>Diversity (<math>H'</math>)</b>	1.46 $\pm$ 0.06	1.39 $\pm$ 0.05	n.s	1.18 $\pm$ 0.06	1.20 $\pm$ 0.04	n.s
<b>Evenness (<math>J'</math>)</b>	0.60 $\pm$ 0.02	0.59 $\pm$ 0.01	n.s	0.51 $\pm$ 0.02	0.54 $\pm$ 0.02	n.s

\*, \*\*, \*\*\* represent *p* values < 0.01, 0.001, 0.0001 and n.s: not significant

### 1.5.3 Zooplankton assemblages in environmental groups

The crustacean zooplankton community of Group A samples had significantly lower total zooplankton abundance for both years ( $F_{1,106} = 31.66$ ,  $p < 0.0001$  for 2006 and  $F_{2,117} = 8.99$ ,  $p < 0.001$  for 2007) (Table 1.2). In 2006, Group A samples were collected in mid-May and mid-October and were characterized by higher abundances of *L. ashlandi* and *D. bicuspidatus thomasi* (Fig. 1.4A). *L. ashlandi* mainly composed the calanoid group (44.1%) and *D. bicuspidatus thomasi* dominated the cyclopoid group (29.8%). Calanoids and cladocerans mostly characterized Group B samples (June–September) with a higher abundance of *L. ashlandi* and a similar abundance of *D. bicuspidatus thomasi* and *Bosmina* sp. accounting for 34.9%, 21.9% and 19.7% of the zooplankton community, respectively.

In 2007, the temporal evolution of the zooplankton community was clearly structured with cyclopoids, mostly *D. bicuspidatus thomasi*, dominating Group A (82.4%) in mid-May (Table 1.2 and Fig. 1.4B). Total zooplankton abundance increased in Group B (late May) with a higher abundance of calanoids and cladocerans than in Group A. *Diacyclops bicuspidatus thomasi* dominated this zooplankton community (58.5%) followed by *L. ashlandi* (15.1%) and *Bosmina* sp. (13.9%). Group C (June to early October) was characterized by a higher abundance of calanoids and cladocerans than Group B and dominated by *L. ashlandi* (41.5%). The abundance of *D. bicuspidatus thomasi* remained stable in Group C relative to Group B, the species accounting for 25.6% of the zooplankton community. The abundance of *Bosmina* sp. and *Daphnia* spp. increased by three and five times, respectively, in this group from the Group B. No significant difference was observed in the diversity indices in 2006. In contrast, evenness and diversity increased moving from Group A to Group C in 2007 (Table 1.2).

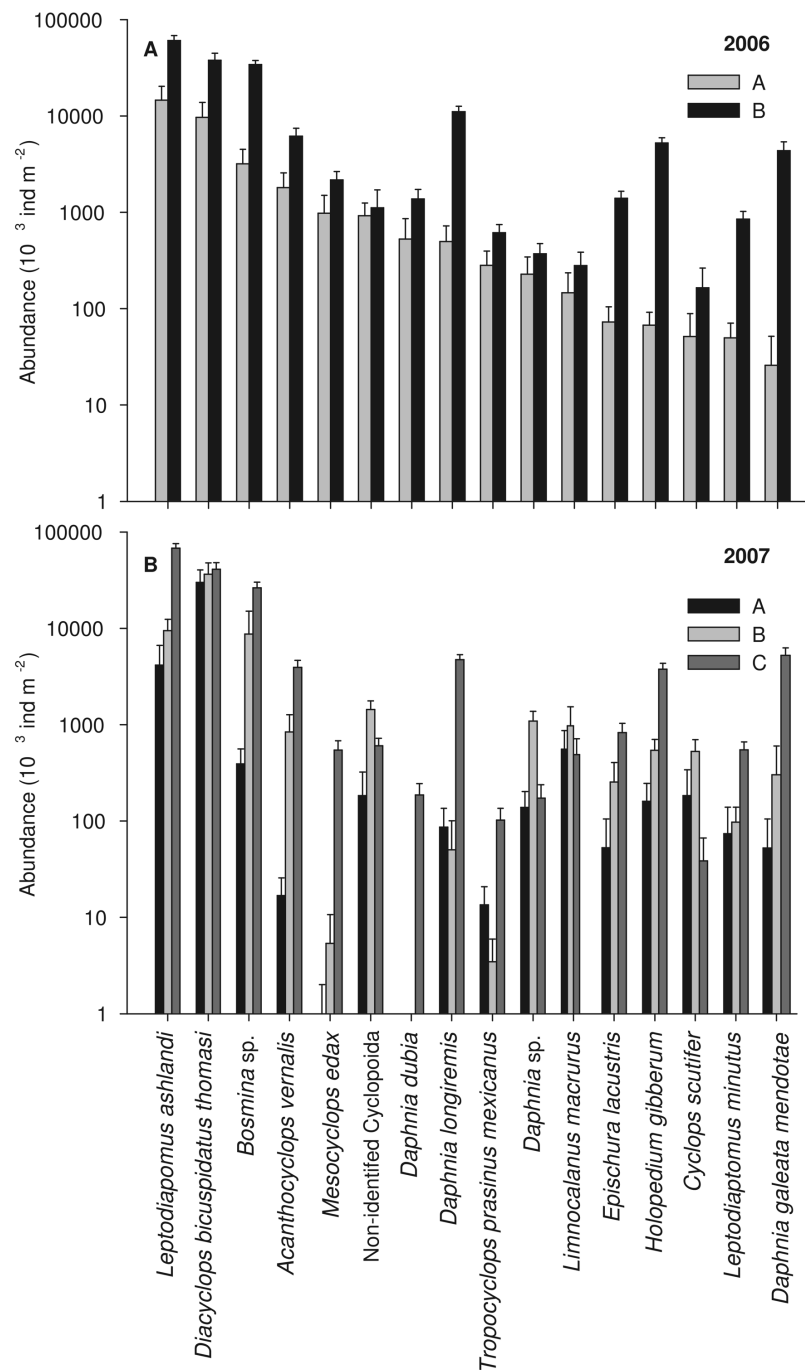


Fig. 1.4. Average abundance of zooplankton taxa in the zooplankton assemblages of the environmental groups in (A) 2006 and (B) 2007. Only species accounting for > 0.10% of the total abundance of the zooplankton community are represented. Standard errors are shown.

Non-metric multidimensional scaling (nMDS) clearly showed distinct patterns for the crustacean zooplankton community in both years, illustrating a seasonal structure within the species assemblages. These zooplankton-based patterns corresponded well with the environmental clusters, except for the October samples. Group A zooplankton assemblages were separate from groups B and C for 2006 and 2007, respectively. In 2006, zooplankton assemblages differed significantly between groups A and B (ANOSIM,  $R = 0.57$ ,  $p = 0.0001$ ) (Fig. 1.5A). In 2007, zooplankton assemblages also differed significantly between groups (ANOSIM,  $R = 0.52$ ,  $p = 0.0001$ ). Species assemblages were significantly different between groups A and B (ANOSIM,  $R = 0.26$ ,  $p = 0.001$ ), groups A and C (ANOSIM,  $R = 0.69$ ,  $p = 0.0001$ ) and groups B and C (ANOSIM,  $R = 0.39$ ,  $p = 0.0001$ ) (Fig. 1.5B).

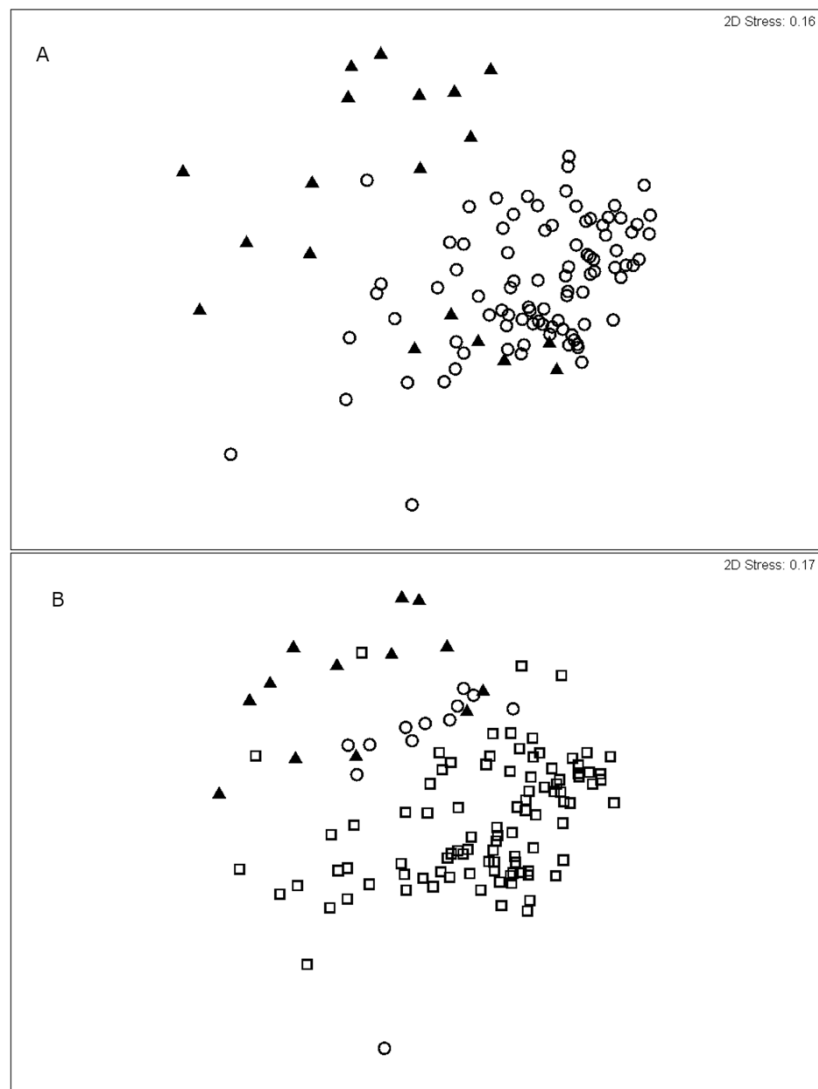


Fig. 1.5. Non-metric multidimensional scaling (nMDS) ordination plots based on Bray-Curtis dissimilarity matrix of transformed crustacean zooplankton abundance in (A) 2006 and (B) 2007. Symbols represent the environmental groups defined by cluster analyses (triangles = Group A, circles = Group B and squares = Group C).



According to SIMPER, *L. ashlandi*, *D. bicuspidatus thomasi* and *Bosmina* sp. were the main contributors to groups A, B and C assemblages for both years (contributions to average similarity ranging from 49% to 75.04%; Table 1.4). These species, with *Daphnia* spp., *A. vernalis* and *H. gibberum*, were the main discriminant species between the two groups in 2006 and between groups A and C in 2007 (Table 1.5). Non-identified Cyclopoida also contributed to the dissimilarity between groups A and B for both years (Table 1.5).

Table 1.4. Relative contribution in 2006 and 2007 of crustacean zooplankton species to the environmental groups, defined by cluster analyses. Relative contributions based on SIMPER analysis and mean abundance ( $10^3$  ind  $m^{-2}$ ).

Year	Group	Average similarity	Species	Abund.	Contrib. (%)	Cum. contrib. (%)
2006	A	48.23%	<i>Leptodiaptomus ashlandi</i>	14.64	21.13	21.13
			<i>Diacyclops bicuspidatus thomasi</i>	9.65	19.47	40.60
			<i>Bosmina</i> sp.	3.19	16.66	57.26
			Non-identified Cyclopoida	0.92	11.66	68.92
			<i>Daphnia longiremis</i>	0.50	8.16	77.08
			<i>Tropocyclops prasinus mexicanus</i>	0.28	4.12	81.20
			<i>Acanthocyclops vernalis</i>	1.81	3.10	84.30
			<i>Holopedium gibberum</i>	0.07	2.97	87.27
			<i>Mesocyclops edax</i>	0.98	2.54	89.81
	B	58.38%	<i>Daphnia</i> sp.	0.23	2.46	92.27
			<i>Bosmina</i> sp.	34.12	20.33	20.33
			<i>Leptodiaptomus ashlandi</i>	60.46	16.67	36.99
			<i>Diacyclops bicuspidatus thomasi</i>	37.94	12.28	49.28
			<i>Daphnia longiremis</i>	11.05	10.85	60.13
			<i>Holopedium gibberum</i>	5.25	10.18	70.31
			<i>Acanthocyclops vernalis</i>	6.17	9.92	80.23
			<i>Epischura lacustris</i>	1.40	4.74	84.97
			<i>Leptodiaptomus minutus</i>	0.85	3.23	88.20
			<i>Mesocyclops edax</i>	2.16	2.62	90.82
2007	A	50.53%	<i>Diacyclops bicuspidatus thomasi</i>	29.89	38.84	38.84
			<i>Leptodiaptomus ashlandi</i>	4.14	20.00	58.84
			<i>Bosmina</i> sp.	0.39	16.20	75.04
			<i>Holopedium gibberum</i>	0.16	5.35	80.39
			<i>Limnocalanus macrurus</i>	0.56	5.32	85.71
			<i>Daphnia</i> sp.	0.14	3.10	88.82
			<i>Leptodiaptomus minutus</i>	0.07	2.35	91.17
	B	58.73%	<i>Diacyclops bicuspidatus thomasi</i>	36.52	23.36	23.36
			<i>Bosmina</i> sp.	8.71	14.56	37.93
			<i>Leptodiaptomus ashlandi</i>	9.44	12.88	50.80
			Non-identified Cyclopoida	1.43	10.37	61.17
			<i>Daphnia</i> sp.	1.09	9.14	70.32
			<i>Holopedium gibberum</i>	0.54	7.41	77.12
			<i>Acanthocyclops vernalis</i>	0.84	6.13	83.85
			<i>Cyclops scutifer</i>	0.53	4.64	88.49
			<i>Daphnia retrocurva</i>	1.29	4.26	92.75
	C	55.32%	<i>Leptodiaptomus ashlandi</i>	68.05	22.22	22.22
			<i>Bosmina</i> sp.	26.34	20.81	43.03
			<i>Diacyclops bicuspidatus thomasi</i>	41.02	13.31	56.34
			<i>Holopedium gibberum</i>	3.77	9.72	66.06
			<i>Daphnia longiremis</i>	4.74	8.94	75.00
			<i>Acanthocyclops vernalis</i>	3.93	8.61	83.61
			<i>Daphnia galeata mendotae</i>	5.23	3.88	87.49
			<i>Epischura lacustris</i>	0.83	2.98	90.47

Table 1.5. Average dissimilarity (%) in 2006 and 2007 of crustacean zooplankton assemblages between environmental groups, defined by cluster analyses, showing the specific (%) and cumulative contribution (%) of the dissimilarity.

Year	Group	Dissimilarity	Species	Contrib. (%)	Cum. contrib. (%)
2006	A - B	57.32	<i>Leptodiaptomus ashlandi</i>	9.79	9.79
			<i>Bosmina</i> sp.	9.48	19.27
			<i>Diacyclops bicuspidatus thomasi</i>	8.48	27.75
			<i>Holopedium gibberum</i>	7.42	35.17
			<i>Acanthocyclops vernalis</i>	7.31	42.48
			<i>Daphnia longiremis</i>	7.30	49.78
			Non-identified Cyclopoida	4.96	54.74
2007	A - B	52.80	<i>Diacyclops bicuspidatus thomasi</i>	11.84	11.84
			<i>Leptodiaptomus ashlandi</i>	9.51	21.35
			Non-identified Cyclopoida	8.48	29.83
			<i>Bosmina</i> sp.	7.59	37.42
			<i>Daphnia</i> sp.	6.94	44.36
			<i>Daphnia retrocurva</i>	6.73	51.08
	A - C	62.28	<i>Leptodiaptomus ashlandi</i>	12.25	12.25
			<i>Diacyclops bicuspidatus thomasi</i>	10.16	22.41
			<i>Bosmina</i> sp.	10.15	32.56
			<i>Acanthocyclops vernalis</i>	7.65	40.20
			<i>Daphnia longiremis</i>	7.53	47.73
			<i>Holopedium gibberum</i>	6.64	54.37
	B - C	53.22	<i>Leptodiaptomus ashlandi</i>	10.70	10.70
			<i>Diacyclops bicuspidatus thomasi</i>	10.23	20.93
			<i>Daphnia longiremis</i>	7.85	28.78
			<i>Bosmina</i> sp.	6.97	35.75
			<i>Daphnia</i> sp.	5.99	41.74
			<i>Daphnia galeata mendotae</i>	5.80	47.54
			<i>Daphnia retrocurva</i>	5.62	53.16

Only taxa representing 50% of the cumulative contribution are shown.

#### 1.5.4 Spatial variation in zooplankton assemblages

Total zooplankton abundance was three times greater in the stratified zones than in unstratified zones for both years. Significant higher abundances for all groups and species were also observed in the stratified zones for both years (Table 1.3). In 2006, the unstratified zones were characterized by a higher abundance of cladocerans than calanoids and cyclopoids (ANOVA,  $F_{2,156} = 5.04$ ,  $p < 0.01$ ) and a lower abundance of *D. bicuspidatus thomasi* than *Bosmina* sp. and *L. ashlandi*, which dominated the zooplankton community (28.6% and 27.9%, respectively) (ANOVA,  $F_{3,208} = 10.86$ ,  $p < 0.0001$ ; Table 1.3 and Fig. 1.6A). The stratified zones were characterized by a higher abundance of *L. ashlandi* and *D. bicuspidatus thomasi*, accounting for 37.5% and 24.5 % of the zooplankton community, respectively (ANOVA,  $F_{3,216} = 5.74$ ,  $p < 0.001$ ).

In 2007, both stratified and unstratified zones were characterized by a higher abundance of calanoids than cyclopoids and cladocerans (Table 1.3). The unstratified zones had the highest abundance of *L. ashlandi* at 47.8% of the zooplankton community, while *D. bicuspidatus thomasi* and *Bosmina* sp. accounted for 18.3% and 15.3%, respectively (Fig. 1.6B). The stratified zones were dominated by *L. ashlandi* and *D. bicuspidatus thomasi* (38.5% and 31.3%, respectively) (ANOVA,  $F_{3,216} = 9.76$ ,  $p < 0.0001$  and  $F_{3,256} = 8.67$ ,  $p < 0.0001$ ). For both years, the diversity indices were not significantly different between the unstratified and stratified zones (Table 1.3).

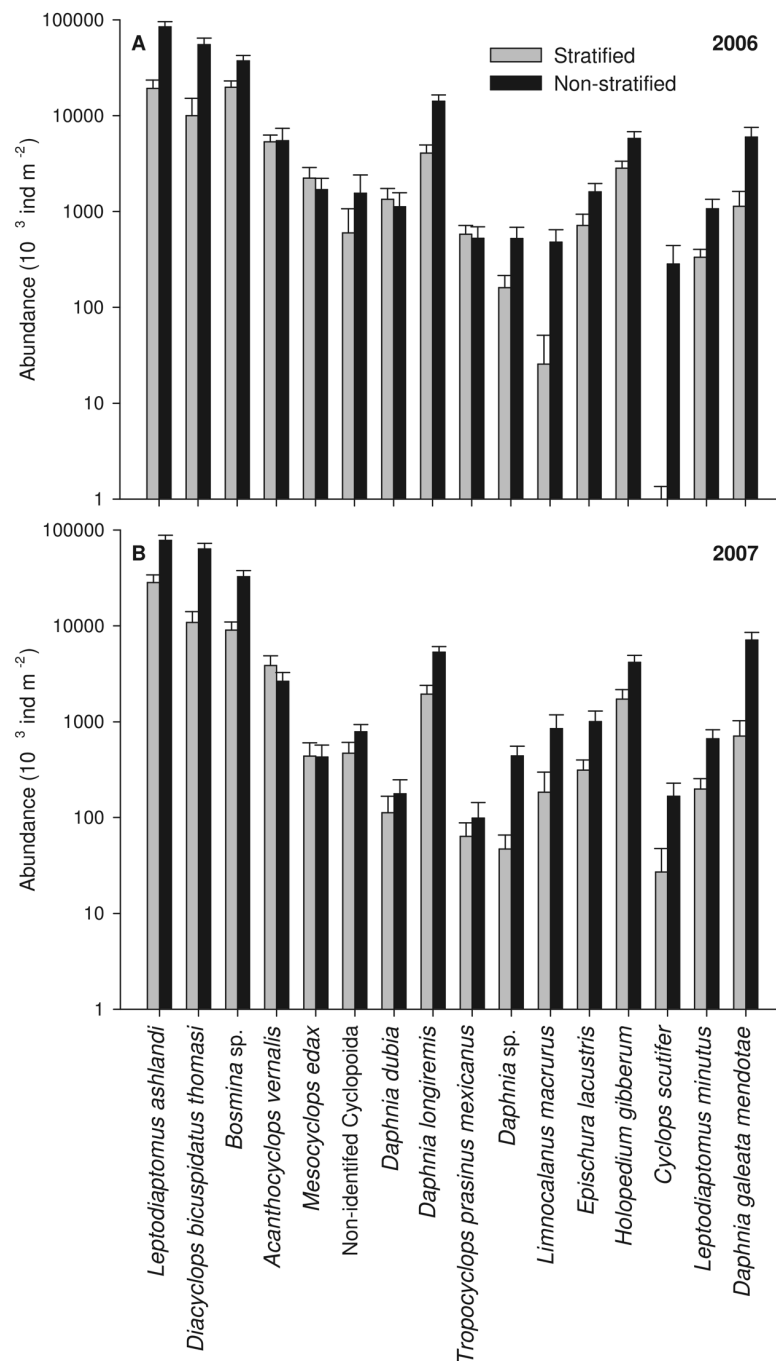


Fig. 1.6. Average abundance of zooplankton taxa in the zooplankton assemblages of the unstratified and stratified zones in (A) 2006 and (B) 2007. Only species accounting for  $> 0.10\%$  of the total abundance of the zooplankton community are represented. Standard errors are shown.

Non-metric multidimensional scaling illustrated this spatial differentiation of the crustacean zooplankton community showing most samples from the stratified water column being grouped together (Fig. 1.7A and B). Zooplankton assemblages were significantly different between unstratified and stratified water column samples in both years (ANOSIM,  $R_{2006} = 0.21$  and  $R_{2007} = 0.18$  with  $p = 0.0001$ ).

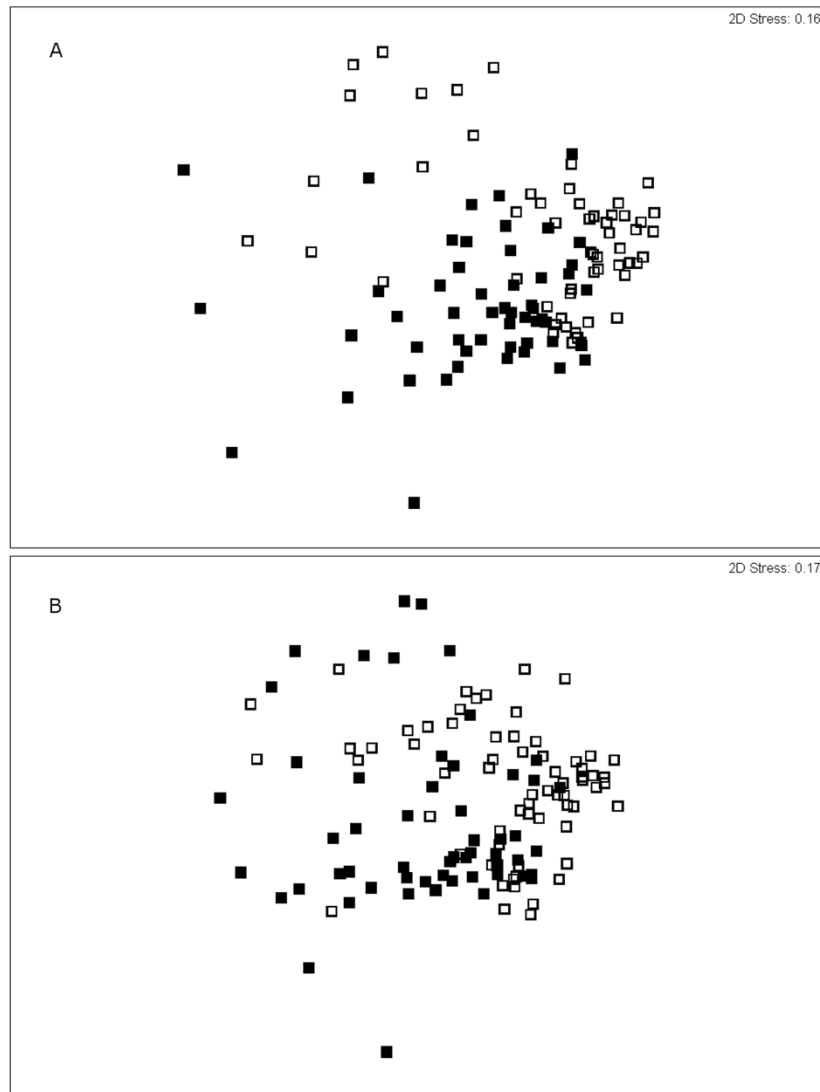


Fig. 1.7. Non-metric multidimensional scaling (nMDS) ordination plots based on Bray-Curtis dissimilarity matrix of transformed crustacean zooplankton abundance in (A) 2006 and (B) 2007 illustrating the effect of thermal stratification. Symbols represent stations with an unstratified (black squares) and a stratified (white squares) water column.

According to SIMPER, *L. ashlandi*, *D. bicuspidatus thomasi* and *Bosmina* sp. were the main contributors within both spatial groups for both years (contribution to average similarity > 56%) except for the unstratified zone in 2006 where *Bosmina* sp., *L. ashlandi* and *A. vernalis* contributed 48.10% to average similarity (Table 1.6). *L. ashlandi*, *D. bicuspidatus thomasi*, *Bosmina* sp., *Daphnia* spp. and *A. vernalis* were the main discriminant species between the spatial groups in both years (contributions to average dissimilarity > 46.57%; Table 1.7).



Table 1.6. Relative contribution in 2006 and 2007 of crustacean zooplankton species to spatial groups (unstratified and stratified) based on SIMPER analysis and mean abundance ( $10^3$  ind  $m^{-2}$ ).

Year	Group	Average similarity	Species	Abund.	Contrib. (%)	Cum. contrib. (%)
2006	Unstratified	56.40%	<i>Bosmina</i> sp.	19.77	20.93	20.93
			<i>Leptodiptomus ashlandi</i>	19.27	13.88	34.82
			<i>Acanthocyclops vernalis</i>	5.32	13.28	48.10
			<i>Diacyclops bicuspidatus thomasi</i>	10.00	9.49	57.59
			<i>Daphnia longiremis</i>	4.08	9.44	67.03
			<i>Holopedium gibberum</i>	2.83	8.84	75.87
			<i>Epischura lacustris</i>	0.72	4.85	80.72
			<i>Mesocyclops edax</i>	2.23	4.67	85.39
			<i>Tropocyclops prasinus mexicanus</i>	0.58	4.13	89.52
			<i>Leptodiptomus minutus</i>	0.33	2.84	92.36
	Stratified	55.84%	<i>Leptodiptomus ashlandi</i>	84.32	21.57	21.57
			<i>Diacyclops bicuspidatus thomasi</i>	55.10	18.98	40.55
			<i>Bosmina</i> sp.	37.26	17.39	57.94
			<i>Daphnia longiremis</i>	14.13	10.81	68.75
			<i>Holopedium gibberum</i>	5.78	8.16	76.91
			<i>Acanthocyclops vernalis</i>	5.48	5.24	82.15
			<i>Epischura lacustris</i>	1.60	3.55	85.70
			<i>Leptodiptomus minutus</i>	1.07	3.04	88.74
			<i>Daphnia galeata mendotae</i>	5.97	2.98	91.72
			<i>Bosmina</i> sp.	9.05	21.42	21.42
2007	Unstratified	50.07%	<i>Leptodiptomus ashlandi</i>	28.33	20.77	42.20
			<i>Diacyclops bicuspidatus thomasi</i>	10.85	14.29	56.49
			<i>Acanthocyclops vernalis</i>	3.85	11.20	67.69
			<i>Holopedium gibberum</i>	1.72	8.82	76.51
			<i>Daphnia longiremis</i>	1.95	7.54	84.05
			Non-identified Cyclopoida	0.47	3.41	87.46
			<i>Leptodiptomus minutus</i>	0.20	2.41	89.87
			<i>Epischura lacustris</i>	0.31	2.32	92.19
	Stratified	55.18%	<i>Leptodiptomus ashlandi</i>	78.05	22.08	22.08
			<i>Diacyclops bicuspidatus thomasi</i>	63.49	20.45	42.53
			<i>Bosmina</i> sp.	32.53	18.58	61.11
			<i>Holopedium gibberum</i>	4.18	9.36	70.46
			<i>Daphnia longiremis</i>	5.30	6.29	76.75
			<i>Acanthocyclops vernalis</i>	2.65	4.87	81.62
			<i>Daphnia galeata mendotae</i>	7.12	4.46	86.08
			<i>Epischura lacustris</i>	1.00	2.78	88.87
			<i>Daphnia retrocurva</i>	4.16	2.75	91.62

Table 1.7. Average dissimilarity (%) in 2006 and 2007 of crustacean zooplankton assemblages between spatial groups (unstratified and stratified) showing the specific (%) and cumulative contribution (%) of the dissimilarity.

Year	Dissimilarity	Species	Contrib. (%)	Cum. contrib. (%)
2006	49.10	<i>Leptodiaptomus ashlandi</i>	10.65	10.65
		<i>Diacyclops bicuspidatus thomasi</i>	10.49	21.15
		<i>Bosmina</i> sp.	6.86	28.01
		<i>Daphnia longiremis</i>	6.74	34.74
		<i>Acanthocyclops vernalis</i>	6.06	40.80
		<i>Daphnia galeata mendotae</i>	5.76	46.57
		<i>Holopedium gibberum</i>	5.65	52.22
2007	51.62	<i>Diacyclops bicuspidatus thomasi</i>	11.91	11.91
		<i>Leptodiaptomus ashlandi</i>	11.47	23.38
		<i>Bosmina</i> sp.	7.53	30.91
		<i>Daphnia galeata mendotae</i>	6.99	37.90
		<i>Daphnia longiremis</i>	6.92	44.82
		<i>Acanthocyclops vernalis</i>	6.24	51.06

Only taxa representing 50% of the cumulative contribution are shown.

## 1.6 DISCUSSION

### 1.6.1 Crustacean zooplankton community of Lake Saint-Jean

This study is the first to describe the crustacean zooplankton community of the oligotrophic boreal Lake Saint-Jean and the seasonal and spatial variations of zooplankton assemblages. The crustacean zooplankton community of the lake was dominated by *D. bicuspidatus thomasi* and *L. ashlandi*, two copepod species, followed by *Bosmina* sp. and daphnids. These dominant species accounted for more than 75% of the crustacean zooplankton community of the lake. The cold-water species *D. bicuspidatus thomasi* is one of the most common cyclopoids in North America and is the most important cyclopoid in the Great Lakes (Barbiero *et al.*, 2005; Clarke and Bennett, 2003; LeBlanc *et al.*, 1997). Although the calanoid *L. ashlandi* is widely distributed in North America, this species is not as common as the cyclopoid and can be scarce in some North American lakes (Robertson and Gannon, 1981; Torke, 2001; Winder *et al.*, 2009). A survey of zooplankton communities from Canadian lakes found in various ecoprovinces showed that *Bosmina* sp. and *D. bicuspidatus thomasi* are the most common species while *L. ashlandi* occurs in less than 10% of the lakes (Pinel-Alloul *et al.*, 2013). *D. bicuspidatus thomasi*, *Leptodiaptomus* sp. and *Bosmina* sp. are also dominant species in regions of the boreal Canadian Shield and, more specifically, in subarctic regions (Pinel-Alloul *et al.*, 1979; Sprules, 1977). However, the zooplankton community of these regions was mainly characterized by *Leptodiaptomus minutus*, not *L. ashlandi* as in Lake Saint-Jean; *L. ashlandi* is more common to large, deep and oligotrophic lakes (Pace, 1986; Patalas, 1972).

### 1.6.2 Seasonal patterns of zooplankton community and interannual variability

The abundance of crustacean zooplankton clearly showed a strong seasonal succession from May to October for the three main zooplankton species and daphnids.

Seasonal patterns for *L. ashlandi* differed between the two years, relative to the other species. The abundance of *L. ashlandi* peaked in July 2006 and August 2007 with a sustained abundance from June to October. In Yellowknife Bay in the Canadian subarctic and in Lake Erie, *L. ashlandi* peaks in the summer with the species present from June to October, in agreement with our 2007 observations (Moore, 1979; Watson, 1976). In Lake Washington, located at a similar latitude as Lake Saint-Jean, *L. ashlandi* is one of the most abundant zooplankton crustaceans, and its abundance peaks earlier than in our study (April–May) based on four decades of data (Winder *et al.*, 2009). However, an earlier study (1949–1950) in the same lake observed that *L. ashlandi* abundance peaked later in mid-June (Comita and Anderson, 1959). The differences between Lake Washington and Lake Saint-Jean in terms of the seasonal patterns of this calanoid, as well as the interannual differences we observed within Lake Saint-Jean, likely result from earlier phytoplankton blooms. Over the last two decades, a peak of phytoplankton biomass in Lake Washington has occurred in mid-April while in Lake Saint-Jean, we observed the phytoplankton peak in mid-May and June in 2006 and 2007, respectively; a pattern more similar to the 1949–1950 data from Lake Washington (Comita and Anderson, 1959; Winder *et al.*, 2009).

Differences in the timing of the vernal phytoplankton bloom between Lake Washington and Lake Saint-Jean, as well as the interannual time delay in our study, likely due to an earlier ice break-up in 2006, can change the structure of the food web. Since the phytoplankton resource availability is delayed, the phytoplankton species composition and structure would likely be altered affecting the competition pressure on the calanoid population (Winder *et al.*, 2012; Winder and Sommer, 2012), and consequently influence the seasonal dynamics of calanoids (Marion *et al.*, 2016). Based on a long-term data series, Winder and Schindler (2004) observed interannual variations in the spring peak abundance of *L. ashlandi* in Lake Washington. Earlier peaks were associated with earlier spring phytoplankton blooms initiated by higher temperatures, supporting our observations. As high vertebrate predation pressure

occurred later in the season and temperature was the main driver of the timing of spring calanoid peaks, fish predation was not included in the Winder and Schindler study. However, in our study, predation by YOY rainbow smelt can also explain the interannual difference in the seasonal patterns of calanoids. YOY rainbow smelts in Lake Saint-Jean can ingest daily 70% of their body weight in early summer (June–July) (Plourde *et al.*, 2012). In addition, the preferred prey of rainbow smelt in Lake Saint-Jean changes through ontogeny from copepod nauplii and *D. bicuspidatus thomasi* to *L. ashlandi*, *Bosmina* sp. and *Daphnia* spp. (Fortin, 2002; Plourde, 2011). Consequently, as the abundance of YOY rainbow smelts was more than an order of magnitude higher at the end of July 2006 ( $460 \text{ ind} \cdot 10^3 \text{ m}^{-2}$ ) than at the end of July 2007 ( $20.3 \text{ ind} \cdot 10^3 \text{ m}^{-2}$ ), we can assume that predation pressure by YOY smelt—and the resulting impact on the zooplankton community—was undeniably higher in 2006 than 2007. This could explain the drastic decline in calanoid abundance at the end of July 2006 relative to 2007. A decline in the diaptomid standing stock of a northern temperate lake due to a higher consumption of the YOY rainbow smelt has also been observed by Hrabik *et al.* (2001). During 2007, low predation pressure from YOY rainbow smelts may have allowed the cyclopoid population to dominate the zooplankton community until diapause, after which the decrease of cyclopoids facilitated the development of calanoid populations until October. Lower smelt predation pressure appears to have affected the competitive interactions between zooplankton species, as the zooplankton community was dominated by *L. ashlandi* from August to October.

The seasonal pattern of *D. bicuspidatus thomasi* was characterized by peaks in abundance in June of both years. Similar pattern were found in western Lake Erie. The cyclopoid showed also peak abundance in June as well as being absent during summer and fall (Andrews, 1953; Watson, 1976). Peak abundance in June–July for *D. bicuspidatus thomasi* has been recorded in Marion Lake, British Columbia (McQueen, 1969) as well as in Yellowknife Bay in the Canadian subarctic (Moore, 1979). The decline in its abundance in the summer is related to the start of its diapause (Hansen

and Hairston, 1998; Nalepa, 1985). The summer diapause in cyclopoids is a strategy to ensure population survival when abiotic and biotic environmental conditions, such as food availability, predation pressure, photoperiod and temperature, are unfavorable (Santer and Hansen, 2006; Santer and Lampert, 1995; Seebens *et al.*, 2009).

Our observation of a peak abundance of *Daphnia* spp. in early July matches patterns recorded in several Canadian Shield and North American lakes (McNaught *et al.*, 2004; Watson, 1976; Yan and Pawson, 1997). However, contrary to seasonal patterns of abundance for *Daphnia* spp., the seasonal patterns in abundance of *Bosmina* sp. in Lake Saint-Jean were variable with a bimodal distribution for 2006—peaks in late July and mid-September— while only one peak occurred in mid-July 2007. The interannual variability of the seasonal abundance of *Bosmina* sp. and its bimodal distribution has been reported for other North American lakes (DeMott and Kerfoot, 1982; Watson, 1976; Yan and Pawson, 1997); peak abundance occurred in June–July with a second peak during the fall. In these lakes, interannual variability appears related to food limitation, invertebrate predation (Branstrator and Lehman, 1991) and the quality of food resources, as *Bosmina* sp. is adaptable depending on the type of available food when competitive interactions are strong (DeMott and Kerfoot, 1982). The food quality, like food quantity, is a limiting factor for growth and reproduction in zooplankton community (Sommer *et al.*, 2012). The impact of food quality could also be a factor in Lake Saint-Jean. As the phytoplankton bloom was earlier in 2006, the food resource quality would be reduced over the season and, consequently, food web dynamics would have different competitive interactions within the zooplankton community in the different years.

Interannual variation in the seasonal patterns of cladoceran abundance in Lake Saint-Jean can also be related to the interannual variability of vertebrate predation pressure by YOY rainbow smelt on *D. bicuspidatus thomasi* and *L. ashlandi*. As demonstrated by Russo *et al.* (2016), the alteration in occurrence of the main

cyclopoids or calanoids within zooplankton community can lead to differing plankton community structures. With a higher abundance of YOY rainbow smelt in 2006 and fewer available food resources, the larval predation on *L. ashlandi* would lower interspecific competition between calanoids and cladocerans in late summer. This is in contrast to 2007 when reduced vertebrate predation pressure allowed the cyclopoid *D. bicuspidatus thomasi* to prey on calanoid populations and conceivably reduce competitive interactions between the calanoid and the cladoceran *Bosmina* sp. until its diapause. Then in late summer 2007, the absence of the cyclopoid and the low vertebrate predation seem to greatly impact the competitive interactions between the calanoid and the cladoceran *Bosmina* sp. by favoring the development of *L. ashlandi*, which had a wider food niche due to its omnivorous feeding behavior in its late stages (Marion *et al.* in preparation). Russo *et al.* (2016) also observed that the absence of cyclopoids in their experiments affected the zooplankton community structure by increasing calanoid populations. This observation is relevant and highlights the importance of cyclopoids in the zooplankton community and the potential buffer effect of this species on the calanoid population when vertebrate predation pressure is low. Moreover, such interannual variability in competitive interactions between the cladoceran *Bosmina* sp. and calanoid populations was observed in Marion *et al.* (2016) who discussed the environmental factors driving mortality in early stages of *L. ashlandi*. Therefore, the low predation impact of YOY rainbow smelts on the zooplankton community could also indirectly govern the calanoid population.

### **1.6.3 Influence of the thermal stratification on zooplankton community**

The thermal structure of the water column resulted in a spatially variable crustacean zooplankton communities in Lake Saint-Jean. Thermal stratification of the lake occurred from mid-May in 2006 (and from late May in 2007) to late September

with a water column that was well mixed in October. However, some regions of the lake had a well-mixed water column even during the thermal stratification period. These regions are shallow ( $< 4$  m) where the wind-driven currents are stronger and induce turbulence throughout the water column to create an isothermal habitat (Leclerc, 1985).

Thermal stratification influences the zooplankton community and differently affects the zooplankton species as the shift from an isothermal to a stratified habitat alters predation pressure as well as phytoplankton distribution and composition (Cantin *et al.*, 2011; MacPhee *et al.*, 2011; Thackeray *et al.*, 2006). A higher abundance of crustacean zooplankton and a greater number of species observed in the stratified zones, in comparison to the unstratified zones of the lake, could be explained by the spatial segregation of YOY rainbow smelts. YOY larvae were found in the shallow pelagic areas in Lake Saint-Jean (Plourde-Lavoie and Sirois, 2017b). With a high abundance of YOY rainbow smelt and low zooplankton abundance in unstratified zones, our results appear to suggest a high predation pressure by YOY rainbow smelt in the unstratified zones of Lake Saint-Jean. These results are expected since in stratified zones the hypolimnion created by the thermocline is used as a refuge from predation by crustacean zooplankton. In an unstratified zone, this refuge may be greatly reduced or eliminated thereby increasing vertebrate predation (Gauthier *et al.*, 2014; Gelinas and Pinel-Alloul, 2008; Lévesque *et al.*, 2010; Masson *et al.*, 2004).

In addition, our results also showed that *L. ashlandi* was the most prevalent species in both zones over both years. According to the literature, in stratified zones *D. bicuspidatus thomasi* and *Daphnia* spp. are generally located in the metalimnetic waters and in the upper hypolimnion during the day then migrating to the epilimnion at night. *Bosmina* sp. is concentrated in the hypolimnion during the day and *L. ashlandi* is mostly located in the metalimnetic waters during both day and night in North American lakes (Bourdeau *et al.*, 2015; Nowicki *et al.*, 2017; Vanderploeg *et al.*, 2015;



Watkins *et al.*, 2017). The presence of YOY rainbow smelt in epilimnetic waters (Plourde-Lavoie and Sirois, 2017b; Roseman and O'Brien, 2013) and the vertical distribution of the various zooplankton species likely explains the prevalence of *L. ashlandi* in stratified zones as the calanoid seems to not perform diel vertical migration in contrast to the cyclopoid.

As well as vertebrate predation, the spatial variation in the structure of the crustacean zooplankton community between the stratified and unstratified zones could be also influenced by the phytoplankton dynamics. The observed seasonal pattern in phytoplankton biomass in Lake Saint-Jean varied from year to year, likely related to the ice break-up that occurred two weeks earlier in 2006 than in 2007. It is known that a climate change can alter the ice-cover dynamics and consequently alter the phytoplankton dynamics by changing the onset of thermal stratification (Adrian *et al.*, 1999; Thackeray *et al.*, 2008; Winder and Sommer, 2012). While high phytoplankton biomass occurred in unstratified zones in 2006, the opposite pattern occurred in 2007. This interannual difference may be explained by the difference in phytoplankton phenology between the two years. In 2006, the phytoplankton biomass peaked in May when thermal stratification had just begun in some stations, but a higher phytoplankton biomass occurred in October when stratification had clearly ended at all stations. In 2007, phytoplankton biomass peaked in late May and mid-June when the stratification was well established while a lower phytoplankton biomass was observed in unstratified water conditions. However, such interannual variation in phytoplankton biomass depends on the interplay of light intensity, nutrient availability and also trophic interactions (Feuchtmayr *et al.*, 2012; Winder *et al.*, 2012). According to the theory of cascading trophic interactions (top-down control), the cascades are characterized by inverse trends in the biomass of different trophic levels. Thus, high predation pressure by planktivorous fishes will reduce zooplankton densities, grazing pressure on phytoplankton will decrease and phytoplankton biomass will increase (Carpenter *et al.*, 1985). Our results are in accordance with this hypothesis. In 2006, the high predation

pressure by YOY rainbow smelt on *L. ashlandi* could have decreased grazing pressure on phytoplankton, in contrast to the pattern observed in 2007.

## 1.7 CONCLUSION

In summary, this is the first study to describe the crustacean zooplankton community of Lake Saint-Jean and describe the seasonal and spatial variations of this community. It highlights the importance of both biotic and abiotic factors such as vertebrate predation, available phytoplankton resources and temperature to explain the heterogeneity of the crustacean zooplankton community of the lake. The study showed a year-to-year variation in zooplankton seasonal distribution, particularly for *L. ashlandi*. This illustrates the usefulness of long-term data for boreal lakes as the variable timing of ice break-up affects the availability of phytoplankton and impacts ecosystem functioning. Such response of the lake ecosystem offers a glimpse into the impact of ongoing and future warming through shifts in zooplankton phenology. Furthermore, warming will likely affect seasonal and spatial patterns of zooplankton community composition due to a longer period marked by thermal stratification coupled with a deeper thermocline (Adrian *et al.*, 2009; Gauthier *et al.*, 2014; Seebens *et al.*, 2007). Insights into the characteristics of the zooplankton community dynamics of Lake Saint-Jean gathered during this survey provide a great baseline to improve knowledge about the carrying capacity of Lake Saint-Jean and improve the sustainable management of its high value recreational fishery.

## 1.8 ACKNOWLEDGEMENTS

We are grateful to all members of the Laboratoire des sciences aquatiques (LASA) who helped with field sampling over the two years of this study. We also thank Isabelle

Poirier for her substantial taxonomic work, Murray Hay (Maxafeau Editing Services) and the reviewers for helpful comments that improved the original manuscript.

## **1.9 FUNDING**

This research project was supported by the Natural Sciences and Engineering Research Council of Canada (NSERC) and by the Corporation de LACTivité Pêche Lac-Saint-Jean.

## CHAPITRE II

### **MORTALITY AND RECRUITMENT IN TWO COPEPOD POPULATIONS IN A SUBARCTIC OLIGOTROPHIC RESERVOIR AND THE INFLUENCE OF ENVIRONMENTAL FORCING**

Alexandra Marion<sup>1\*</sup>, Stéphane Plourde<sup>2</sup> and Pascal Sirois<sup>1</sup>

<sup>1</sup> Chaire de recherche sur les espèces aquatiques exploitées, Laboratoire des sciences aquatiques, Département des sciences fondamentales, Université du Québec à Chicoutimi, 555 boulevard de l'Université, Chicoutimi, Québec, Canada G7H 2B1

<sup>2</sup> Fisheries and Oceans Canada, Maurice Lamontagne Institute, 850 route de la mer, Mont-Joli, Québec, Canada G5H 3Z4

published in Journal of Plankton Research (May 2016)

## 2.1 RÉSUMÉ

Nous décrivons les patrons stade-spécifiques de mortalité, de survie et de recrutement d'un copépode cyclopoïde et d'un calanoïde à l'aide d'une analyse transversale. Sur une période de deux ans au lac Saint-Jean, Québec, Canada, nous montrons que pendant la période de croissance, *Diacyclops bicuspidatus thomasi* (mai à juin) avait des taux de mortalité journaliers plus élevés pendant la métamorphose (N6-C1) alors que *Leptodiaptomus ashlandi* (juin à août) avait des taux de mortalité journaliers plus élevés pendant les stades naupliens. Les patrons des taux de recrutement journaliers différaient d'une espèce à l'autre avec une plus grande perte de la population chez les jeunes stades de *L. ashlandi* pendant la période de croissance. Le recrutement de *D. bicuspidatus thomasi* était contrôlé par la reproduction alors que le recrutement de *L. ashlandi* était gouverné par la reproduction et la mortalité/survie, bien qu'également influencé par la dynamique saisonnière de la biomasse phytoplanctonique. Un modèle de régression multiple a suggéré que le cannibalisme influençait la mortalité des jeunes stades de *D. bicuspidatus thomasi* durant la période de croissance. La température, la compétition et le cannibalisme influençaient la mortalité des jeunes stades de *L. ashlandi*. Néanmoins, des différences interannuelles sont présentes, vraisemblablement dues à une différence interannuelle dans les patrons saisonniers de biomasse phytoplanctonique. Notre étude souligne l'importance des interactions entre les contrôles ascendants et descendants gouvernant la dynamique des populations de copépodes.

Mots-clés : analyse transversale, densité-dépendance, dynamique de population zooplanctonique, mortalité, recrutement

## 2.2 ABSTRACT

We describe the stage-specific mortality, survival and recruitment patterns for a cyclopoid and a calanoid copepod through the use of vertical life table analysis. Over a 2-year period in Lake Saint-Jean, Québec, Canada, we show that during the growing season, *Diacyclops bicuspidatus thomasi* (May–June) had its highest daily mortality rate during metamorphosis (N6–C1), while *Leptodiaptomus ashlandi* (June–August) had its highest daily mortality rates during the naupliar stages. Patterns in daily recruitment rates differed between the species with the early stages of *L. ashlandi* experiencing a greater population loss during the growing season. Recruitment of *D. bicuspidatus thomasi* was controlled by reproduction, while recruitment of *L. ashlandi* was governed by reproduction and mortality/survival although also influenced by seasonal patterns of phytoplankton biomass. A multiple regression model suggested that cannibalism influenced the mortality of the early stages of *D. bicuspidatus thomasi* during their growing season. Temperature, competition and cannibalism influenced the mortality of the early stages of *L. ashlandi*. However, there are interannual differences likely due to interannual difference in seasonal patterns of phytoplankton biomass. Our study emphasizes the importance of interactions between bottom-up and top-down controls governing copepod population dynamics.

Keywords: density dependence, mortality, recruitment, vertical life table, zooplankton population dynamics

## 2.3 INTRODUCTION

Copepod communities are influenced by a complex association of bottom-up and top-down processes (species interactions such as consumption and predation) that differ between stages, species and the trophic state of a lake (Cook *et al.*, 2007; McQueen *et al.*, 1986). This interplay between bottom-up and top-down controls also varies throughout the season following the temporal succession of environmental conditions (Seebens *et al.*, 2009). Identifying the factors that shape copepod population dynamics is therefore essential for understanding variability within these populations.

Temperature and food resources (quantity and quality) are among the principal factors involved in the bottom-up control of copepod populations. These factors affect growth, development and reproduction (Diekmann *et al.*, 2009; Hart and Bychek, 2011; Jiménez-Melero *et al.*, 2012). In addition to temperature and phytoplankton biomass, predators such as planktivorous vertebrates and invertebrates can also influence copepod populations (Hirst *et al.*, 2007; Ohman *et al.*, 2008). Copepod mortality derives principally from predation although starvation during early stages is also an important factor (Heath *et al.*, 2008; Hirst *et al.*, 2010). Predation pressure can result in major changes in copepod population dynamics and may become a key regulating factor by altering the zooplankton community composition and by modifying copepod behaviour (Bunnell *et al.*, 2012; Elser and Carpenter, 1988; Pothoven *et al.*, 2013; Vanderploeg *et al.*, 2012). Copepods feed on a variety of resources and their feeding habits can change through their ontogenetic development. Some copepods are omnivorous, some are active predators (Brandl, 2005; Dussart and Defaye, 2001; Lapesa *et al.*, 2004; LeBlanc *et al.*, 1997; Šorf and Brandl, 2012) and cannibalism can also occur for some species (Boersma *et al.*, 2014; van den Bosch and Gabriel, 1997). However, interspecific interactions have often been neglected in copepod population studies. This ubiquitous form of interaction in food webs is part of the top-down control of intraguild predation where competitors eat each other (Polis *et al.*, 1989). Intraguild predation is a major factor affecting copepod recruitment (Ohman and Hirche, 2001;

Plourde *et al.*, 2009a) as predation pressure by copepods can be greater than mortality from vertebrate predation (Blumenshine and Hambright, 2003). It can alter the bottom-up and top-down effects of the food web and consequently alter energy transfer throughout the ecosystem (Hart, 2002).

Although knowledge of egg production and population mortality is essential for understanding the population dynamics of copepods (Aksnes *et al.*, 1997; Gabriel *et al.*, 1987; Mason and Abdul-Hussein, 1991; Ohman *et al.*, 2002), only a few freshwater copepod population studies have combined these two components (Dur *et al.*, 2013; Jiménez-Melero *et al.*, 2013). To assess zooplankton mortality and more specifically within copepod communities, we apply a vertical life table (VLT) approach. The VLT approach is commonly used in studies of marine ecosystems and provides an estimate of stage-specific mortality rates (Aksnes and Ohman, 1996; Ohman, 2012; Plourde *et al.*, 2009a; Plourde *et al.*, 2009b). To date, this approach has never been applied within a freshwater system making our work a valuable contribution to the understanding of freshwater plankton ecology.

Crustacean zooplankton communities in Canadian lakes are often dominated by the genera *Diacyclops* and *Leptodiaptomus* for cyclopoid and calanoid copepods, respectively (Pinel-Alloul *et al.*, 2013). In Lake Saint-Jean, *Diacyclops bicuspidatus thomasi* and *Leptodiaptomus ashlandi* dominate the crustacean zooplankton community. *L. ashlandi* is common in deep oligotrophic environments, while *D. bicuspidatus thomasi* is a ubiquitous species (Patalas, 1972; Patalas *et al.*, 1994; Torke, 2001). Females of both species carry their eggs in two attached sacs. Contrary to *L. ashlandi*, the life cycle of *D. bicuspidatus thomasi* includes a dormant phase in summer (Dahms, 1995). The fourth stage copepodid (CIV) emerges from the sediments in spring, matures and produces the next generation that enters into diapause in the summer as CIV (McQueen, 1969). The main predators of *L. ashlandi* and *D. bicuspidatus thomasi* are the calanoids *Epischura lacustris* and *Limnocalanus*



*macrurus* (Chow-Fraser and Wong, 1986; Warren, 1985), the cladoceran *Leptodora kindtii* (Browman *et al.*, 1989) and *D. bicuspidatus thomasi* (McQueen, 1969; Moore, 1979). Despite their importance in zooplankton communities of North American lakes, the mortality of these species remains poorly documented and has never been detailed for each of the development stages.

The aim of this study was to identify the main processes (bottom-up and top-down) controlling the population dynamics of the two main copepods of the subarctic Lake Saint-Jean, a reservoir in south-eastern Québec. First, we apply the VLT approach to describe the mortality, survival and recruitment patterns of two copepod populations with the objective of identifying the developmental stages most affected by mortality. Second, we explore the relationships between early stage abundance, population egg production rate (PopEpr) and daily recruitment of early stages to show how those factors can affect population abundance and test the null hypothesis that patterns in recruitment to late naupliar stages were only controlled by reproduction. Finally, we seek to define those environmental factors influencing the mortality rates of these populations by exploring the relationships between stage-specific mortality rates of early stages and a range of abiotic and biotic environmental variables.

## 2.4 METHOD

### 2.4.1 Study site

Lake Saint-Jean is a large dimictic reservoir located in the Boreal ecozone (48°35'40" N, 72°01'50" W) in Québec, Canada (Fig. 2.1). This hydroelectric reservoir is characterized by a mean and maximum depth of 11 and 63 m, respectively (Jones *et al.*, 1979). Its surface area is 1 053 km<sup>2</sup> and its watershed area is 73 000 km<sup>2</sup>. The lake

is generally ice covered from December to May. Lake Saint-Jean is known for its populations of landlocked Atlantic salmon (*Salmo salar*).

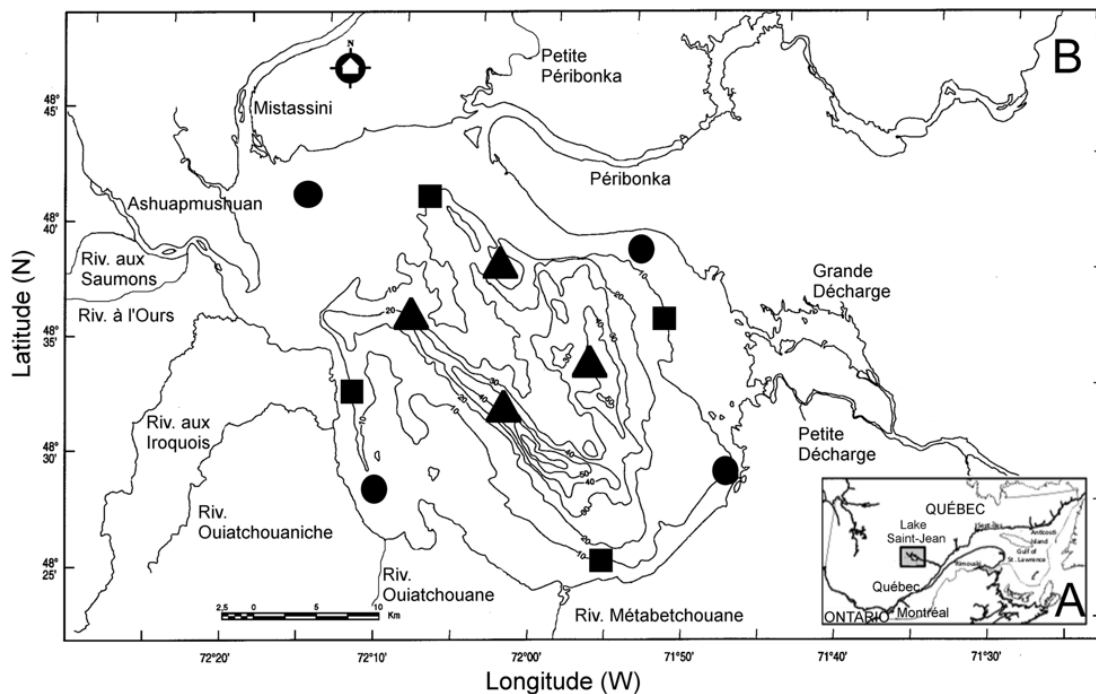


Fig. 2.1. (A) Map showing Lake Saint-Jean in Quebec, Canada. (B) Location of sampling stations on Lake Saint-Jean with symbols representing their isobaths (● < 4 m, ■  $\approx$  10 m and ▲ > 20 m).

#### 2.4.2 Field sampling

Fortnightly sampling was carried out after the ice break-up from mid-May to October over 2 years (2006 and 2007) at 12 randomly distributed stations depending on three isobaths (<4, 10 and >20) that covered the complete area of Lake Saint-Jean (Fig. 2.1). The sampling frequency was not always as originally intended, so there were 10 and 12 sampling dates in 2006 and 2007, respectively. A vertical profile of

temperature was performed using a YSI 550A instrument during the 2006 field season as well as in May 2007 at each station. Thereafter, a SeaBird SBE 19 plus CTD sensor that also collects fluorescence data was used. Secchi depth was measured at each station for the 2 years to determine water transparency. Surface water samples were collected to measure surface chlorophyll *a* (Chl *a*) concentrations from all 12 stations in May 2007. From June to October 2007, water samples for Chl *a* were collected from three stations. To quantify all developmental stages, zooplankton were collected using two sampling methods. Zooplankton were initially sampled with a Bongo net (0.50 m diameter) equipped with 158- $\mu$ m mesh nets and towed obliquely from 1, 2 or 5 m (depending on the depth at the station) from the lake bottom to the surface. Then, a vertical haul using a 0.5-m ring net fitted with a 64- $\mu$ m mesh net was towed at 1 m above the lake bottom. Zooplankton were anaesthetized using carbonated water and immediately preserved in a 4% sugar-buffered formaldehyde.

### 2.4.3 Laboratory procedures

Chl *a* concentrations were determined through fluorometric analysis of subsamples filtered onto Whatman grade of the glass microfiber filters. Concentrations were calculated using the equations of Holm-Hansen *et al.* (1965) following 24 h of extraction in 90% acetone at 5°C (Parsons *et al.*, 1984). Chl *a* concentrations from 2007, from stations where water samples were not collected, were estimated by converting CTD fluorescence data to Chl *a* biomass using a linear regression between fluorescence and extracted Chl *a* ( $r^2 = 0.81$ ,  $n = 24$ ,  $P < 0.001$ ). Chl *a* concentrations from 2006 were assessed using Secchi depth and the correlation between Chl *a* biomass and Secchi depth from 2007 ( $r^2 = 0.33$ ,  $n = 96$ ,  $P < 0.001$ ). We used the mean temperature above the thermocline (~10 m) as representative of the temperature experienced by the copepods.

Copepod (from N5 to adults) and cladoceran abundance were estimated using samples collected with the 158- $\mu\text{m}$  Bongo net, whereas the abundance of copepod nauplii (N1–N4) was estimated from samples collected with the 64- $\mu\text{m}$  mesh net. At least 200 cladocerans and copepods from each of the subsamples were enumerated and identified to the lowest taxonomic level possible as well as classified to their developmental stage under a stereomicroscope (Edmondson, 1959; Pennak, 1978). Nauplii were staged and classified as Calanoida or Cyclopoida. Due to the size selectivity of the 158- $\mu\text{m}$  mesh net, abundance of calanoid and cyclopoid nauplii (N5 and N6) and copepodites (C1 and C2) was corrected using body size measurements to estimate size-specific retention coefficients using standard equations (Nichols and Thompson, 1991).

#### 2.4.4 Data analysis

##### 2.4.4.1 Estimation of stage duration

The embryonic development time ( $D$ ) for calanoids was estimated from egg development times of *Leptodiaptomus* sp. fitted to Bělehrádek's equation ( $D = 355\,133 (T + 9.64)^{-2.52}$ ; (Cooley and Minns, 1978). For cyclopoids, the embryonic development time was estimated from the equation found for *D. bicuspidatus thomasi* ( $\ln D = 2.808 - 0.229 (\ln T)^2$ ; (Maier, 1989). Firstly, to estimate the postembryonic stage-specific development times for the calanoid, the total duration of nauplii ( $D_n$ ) and copepodite ( $D_c$ ) were determined using Bělehrádek's equation from Hart (1990). Secondly, these  $D_n$  and  $D_c$  and factors calculated for  $D_n$  and  $D_c$  between calanoids and cyclopoids (ratio between  $D_n$  for calanoids and for cyclopoids and ratio between  $D_c$  for calanoids and for cyclopoids from (Hart, 1990) were used to estimate  $D_n$  and  $D_c$  for the cyclopoid. Then, the postembryonic stage-specific development times of the calanoid and cyclopoid were estimated with  $D_n$ ,  $D_c$  and the stage-specific proportions of  $D_n$

and  $D_c$  (Hart, 1990) following the equiproportional development rule stating that the duration of a given life history stage of a copepod is a constant proportion of the total time taken to reach maturity (Corkett, 1984; Hart, 1994; Hart, 1998). As no stage-specific proportions for calanoid nauplii N1 and N2 were available, the  $D_{N1-N2}$  aggregate duration was calculated by subtracting the  $D_{N3-N6}$  from  $D_n$ . The stage-specific proportion of cyclopoid stage N6 was considered equal to N5 in the study as its development time did not differ markedly from that of calanoid stage N5 (Hart, 1990). The concentrations of Chl *a* in the lake (ranging from 0.15 to 0.50 mg C L<sup>-1</sup> in 2006 and from 0.07 to 0.40 mg C L<sup>-1</sup> in 2007) were often below the threshold of food concentrations required for cyclopoid and calanoid growth (usually 0.3–0.5 mg C L<sup>-1</sup>) and egg production (1 mg C L<sup>-1</sup>) (Hansen and Santer, 1995; Hart, 1996; Santer, 1994). Consequently, the effect of food limitation on  $D$  of copepodite stages was accounted for by using correction factors derived from the experimental results in Hopp and Maier (2005) by calculating the ratio  $D/D_{\min}$  for each stage. The correction factors used for stages C1, C2, C3, C4, C5 and C6 were 1.43, 1.96, 2.49, 3.02, 3.55 and 4.08, respectively. The correction factor for  $D$  of Stage C6 was applied to  $E_{pr}$  in order to consider the seasonal variations in phytoplankton biomass in this oligotrophic lake (see below). The effect of food limitation on  $D_n$  was not considered as these stages are less severely subject to food shortage (Hansen and Santer, 1995; Hart, 1991). Stage durations for nauplii and copepodites are presented in Table 2.1.

Table 2.1. Monthly average stage durations for nauplii and copepodites of *D. bicuspidatus thomasi* and *L. ashlandi* (average over all sampling dates).

		Stage duration (days)								
		Egg-N2	N3	N3-N5	N6	C1	C2	C3	C4	C5
<i>D. bicuspidatus thomasi</i>										
2006	May	10.98	3.99	9.33	2.70	5.60	6.86	9.13	13.09	
	June	5.94	2.27	5.32	1.54	3.49	4.28	5.69	8.16	
	July	4.70	1.83	4.27	1.24	2.89	3.54	4.72	6.76	
	August	5.17	2.00	4.67	1.35	3.13	3.83	5.10	7.31	
	September	6.12	2.34	5.48	1.58	3.59	4.40	5.85	8.39	
	October	8.85	3.29	7.69	2.23	4.78	5.86	7.80	11.18	
2007	May	12.12	4.30	10.06	2.91	5.91	7.24	9.63	13.81	
	June	5.56	2.14	5.00	1.45	3.31	4.06	5.40	7.74	
	July	5.28	2.04	4.77	1.38	3.18	3.90	5.19	7.43	
	August	5.26	2.03	4.75	1.37	3.18	3.89	5.18	7.42	
	September	6.01	2.30	5.38	1.56	3.54	4.33	5.76	8.26	
	October	6.99	2.65	6.19	1.79	3.99	4.89	6.50	9.32	
<i>L. ashlandi</i>										
2006	May	17.63	1.66	7.31	2.33	5.95	8.15	11.32	20.13	31.04
	June	8.84	0.95	4.17	1.33	3.71	5.08	7.05	12.54	19.35
	July	6.78	0.76	3.35	1.07	3.07	4.21	5.85	10.40	16.04
	August	7.55	0.83	3.66	1.17	3.32	4.56	6.33	11.25	17.35
	September	9.11	0.98	4.29	1.37	3.81	5.23	7.26	12.90	19.90
	October	13.79	1.37	6.03	1.92	5.08	6.97	9.67	17.19	26.52
2007	May	19.84	1.79	7.89	2.52	6.28	8.60	11.94	21.23	32.75
	June	8.19	0.89	3.92	1.25	3.52	4.82	6.70	11.91	18.37
	July	7.74	0.85	3.74	1.19	3.38	4.63	6.43	11.43	17.63
	August	7.69	0.85	3.73	1.19	3.37	4.62	6.42	11.41	17.60
	September	8.92	0.96	4.22	1.35	3.76	5.15	7.15	12.71	19.60
	October	10.57	1.10	4.86	1.55	4.24	5.81	8.06	14.33	22.11

#### 2.4.4.2 Egg production rate measurements

Egg production rates (Epr) of *D. bicuspidatus thomasi* and *L. ashlandi* were estimated using the functional relationships (Type II) between Epr and temperature derived from the experimental results of Abdullahi (1990) and Jersabek and Schabetsberger (1995). These functional relationships were estimated using Epr from species showing the most similar reproductive features to *D. bicuspidatus thomasi* (Maier, 1990). The Epr of *L. ashlandi* was derived from the average Epr between the two diaptomids *Arctodiaptomus alpinus* and *Acanthodiaptomus denticornis* (Jersabek and Schabetsberger, 1995). Due to the oligotrophic status of the lake and the general strong dependency of Epr on food concentrations, Epr was then adjusted to include the effect of food limitation on development time (*D*) in the late development stages given that Epr can be used as an index of growth rate. We applied corrections estimated for *D* of adult copepods derived from Hopp and Maier (2005). Estimated Epr for each station was multiplied by the abundance of adult females, which were considered as being all reproductively active during the survey, to assess the daily PopEpr. PopEpr was used for the calculation of mortality (see below).

#### 2.4.4.3 Mortality, survival and recruitment estimations

We used the VLT approach to calculate daily mortality rate for the following stage pairs Egg-N3, N3-N6, C1-C2, C2-C3, C3-C4 and C4-C5 (Ohman *et al.*, 2002). Contrary to the horizontal method that follows individuals of the same cohort through time and requires a high temporal sampling resolution, the vertical method relies on the stage structure of a population sampled at a single time assuming a steady state (Ohman, 2012). Our sampling was designed to cover the entire lake at a 14-day frequency much shorter than the average generation time of these copepods in summer (Table 2.1) and the average water residence time of Lake Saint-Jean (93 days) (Jones

*et al.*, 1979). Therefore, our study was designed to minimize as much as possible biases associated with the VLT approach (Ohman, 2012).

Mortality rates for Egg-N3 were estimated by iteration from equation (4) in Ohman *et al.* (2002):

$$\frac{A_{N3}}{PopEpr} = \frac{\exp^{-mD_{Egg-N2}}(1 - \exp^{-mD_{N3}})}{m} \quad (1)$$

where  $A_{N3}$  is the estimate abundance of the third naupliar stage (ind  $m^{-2}$ ), PopEpr is the daily population egg production representing the total number of eggs produced per  $m^2$  per day.  $D_{Egg-N2}$  and  $D_{N3}$  are the development times of combined stage eggs-N2 and of the third naupliar stage (days), respectively. Mortality rates for N3–N6 were estimated by iteration from equation (1) with  $A_{N6}$  and  $A_{N3}$  instead of  $A_{N3}$  and PopEpr and  $D_{N3-N5}$  and  $D_{N6}$  instead of  $D_{Egg-N2}$  and  $D_{N3}$ , respectively.

Mortality rates ( $m$ ) for successive stage pairs of copepodites were equal to the iterative solutions for equation (2) of Ohman *et al.* (2002):

$$\frac{A_i}{A_{i+1}} = \frac{\exp^{mD_i} - 1}{1 - \exp^{-mD_{i+1}}} \quad (2)$$

where  $A_i$  and  $A_{i+1}$  are the abundance of copepodites at stages  $i$  and  $i + 1$  (ind  $m^{-2}$ ) and  $D_i$  and  $D_{i+1}$  are the development times of these same stages (days), respectively.

The survival of individuals through the stage pair  $i$  and  $i + 1$  ( $S_{i,i+1}$ ) was calculated using equations (6) and (7) of Hirst *et al.* (2007) :

$$S_{i,i+1} = \exp(-m_{i,i+1})^{D_i + D_{i+1}} \quad (3)$$



Combining this latter equation with equation (11c) of Aksnes *et al.* (1997), and assuming that the population was in a steady state, the stage-specific recruitment rates ( $R_{i+1}$ ) of copepod stage  $i + 1$  (number  $\text{m}^{-2} \text{d}^{-1}$ ), were determined for all copepod stages until the C5 stage as

$$R_{i+1} = R_i \times S_{i,i+1} \quad (4)$$

This equation was initiated using PopEpr in order to estimate the recruitment rate of the N3 stage.

#### 2.4.4.4 Statistical analyses

There was a high variability in mortality (positive and negative values included) and survival estimates in some stage pairs due to missing stages and the existence of too many stages that contravene the assumptions of the VLT method (continuous recruitment and negligible transport) (Gentleman *et al.*, 2012; Ohman, 2012). Consequently, to exclude such violations, mortality rates and associated survival proportions included in the 5th–95th percentiles of the cumulative percentile distribution of mortality rates were included in our analyses as well as survival estimates lower than three with their associated mortality rates. An average of 28% and 34.2% of the data were excluded in the calanoid and cyclopoid data sets, respectively. First, we analysed the average mortality and survival estimates over the 2 years during the population growing season, as this period is important for copepod populations and it enables copepod population dynamics to be compared at the same stage of the seasonal cycle. This period was defined as months with PopEpr >20% of the seasonal maximum. The growing season for *D. bicuspidatus thomasi* was May to June for both years. In contrast, for *L. ashlandi*, the growing season was from the end of June to the end of August for 2006 and extended through September for 2007. Our study then

focused on the mortality and survival of stage pair Egg-N3 during the entire sampling period for both years as the short development time of this stage pair minimized the risk in the VLT application.

Differences in stage-specific mortality, survival estimates and daily recruitment rates within and between both species and years were determined using parametric (ANOVA) and non-parametric statistical tests (Kruskall–Wallis; K–W tests). To establish the importance of bottom-up and top-down processes affecting population dynamics, linear regressions were performed between late naupliar stage abundance, PopEpr and early naupliar stage recruitment. Multiple regression analyses were used to describe the relationship between stage-specific mortality rates of Egg-N3 for both species and environmental factors as temperature, phytoplankton biomass, as well as the abundance of cladocerans and copepods. Variables were normalized to respect the assumptions of the regression analyses.

## **2.5 RESULTS**

### **2.5.1 Seasonal patterns of environmental conditions, nauplii and copepod communities**

Marked seasonal variations were observed in environmental conditions over both years. Temperatures were highest from June to August in 2006 reaching a peak temperature of 20°C in July, and from June to October in 2007 (Fig. 2.2A). Two algal blooms occurred in 2006 (May and October) having Chl *a* concentrations of 5.6 and 6.1 mg m<sup>-3</sup>. A single bloom occurred in 2007 (June) with a Chl *a* concentration of 4.1 mg m<sup>-3</sup> (Fig. 2.2B).

The seasonal patterns of nauplii abundance differed for calanoids and cyclopoids (Fig. 2.2C and D). Peaks in the abundance of cyclopoid nauplii occurred in

June and September for both years while peaks in calanoid nauplii abundance occurred in September 2006 and July 2007. The copepodites C1–C5 of *D. bicuspidatus thomasi* followed the same seasonal abundance pattern as cyclopoid nauplii except for a drastic decline in their abundance at the end of the summer for both years (Fig. 2.2E). The highest abundance of *L. ashlandi* copepodites appeared in July and August in 2006 and 2007, respectively (Fig. 2.2F). The cyclopoid female abundance peaked in May 2006 and June 2007 with a small increase during autumn 2006 (Fig. 2.2G). Peak abundance for calanoid females occurred in July and August for both years (Fig. 2.2H).

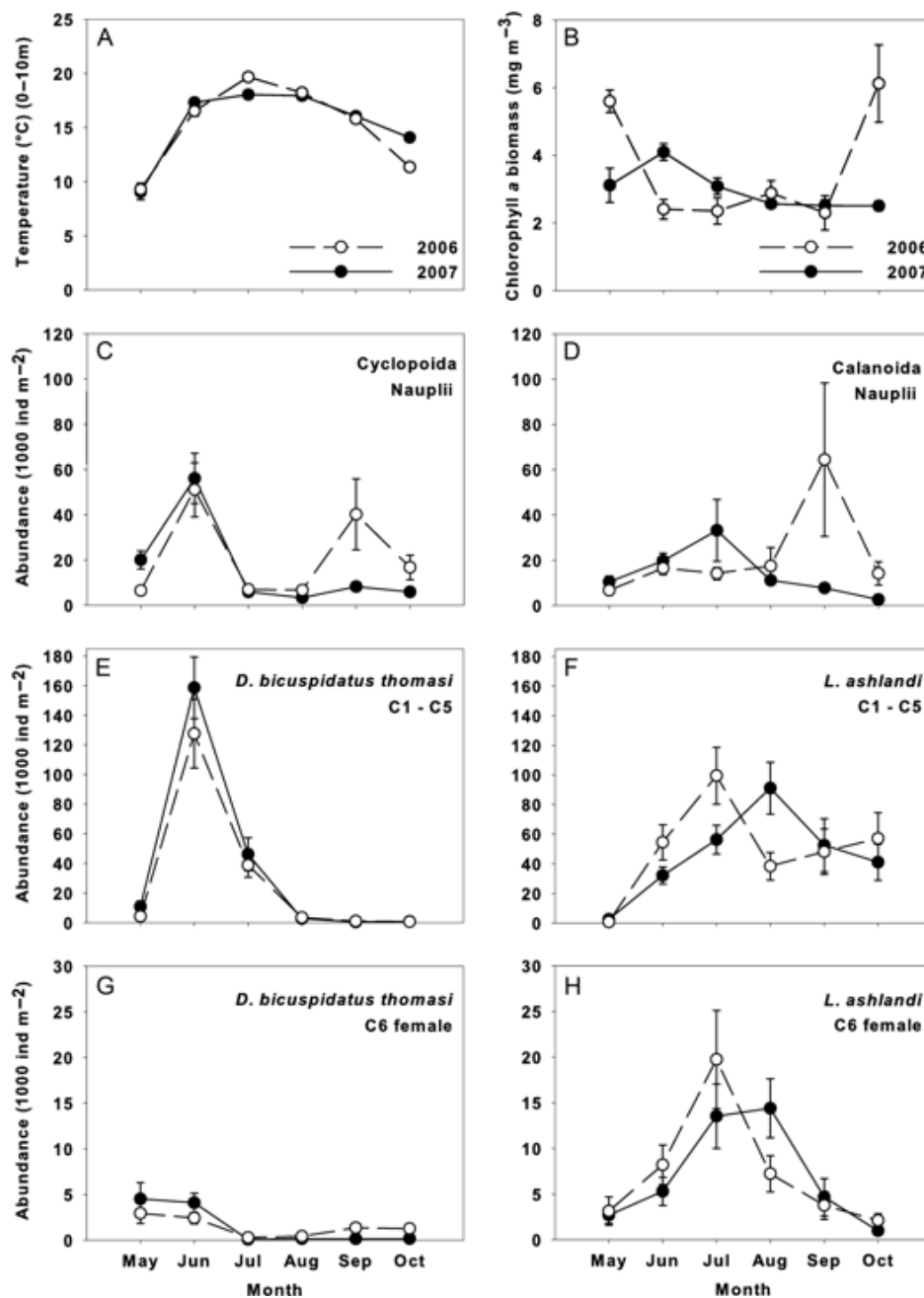


Fig. 2.2. Seasonal variations of (A) temperature (°C); (B) chlorophyll *a* concentration (mg m<sup>-3</sup>), (C) cyclopoid and (D) calanoid nauplii total abundance (1000 ind m<sup>-2</sup>); total abundance (1000 ind m<sup>-2</sup>) for (E) copepodite stages C1–C5 and (F) adult females of *D. bicuspidatus thomasi*; total abundance (1000 ind m<sup>-2</sup>) for (G) copepodite stages C1–C5 and (H) adult females of *L. ashlandi*. Open circles represent 2006 data, closed circles represent 2007 data. Values represent the monthly average  $\pm$  standard error (averaged over all sampling stations).

### 2.5.2 Stage-specific mortality rates and survival in cyclopoid and calanoid populations

Stage-specific mortality rates differed among *D. bicuspidatus thomasi* and *L. ashlandi*. For *D. bicuspidatus thomasi*, the highest mortality rates occurred in N6–C1 with mortality rates two times greater than in younger naupliar stage pairs (Fig. 2.3A). The average daily mortality rates were significantly different between stage pairs in 2006 and 2007 (ANOVA,  $F_{1,95} = 4.78$ ,  $P < 0.0001$  and K–W test  $P < 0.05$  respectively). Mortality rates decreased during the copepodite stages. For *L. ashlandi*, mortality rates were significantly different among stage pairs in 2006 and 2007 (K–W,  $P < 0.0001$ ) with the highest rates observed in the naupliar stages and C2–C3 (Fig. 2.3B). Mortality rates decreased after stage pair N6–C1 and remained generally constant except for C2–C3 in 2006.

For *D. bicuspidatus thomasi*, proportions of survival increased in copepodite stage pairs with similar survivals between the first three stage pairs in 2006 (K–W,  $P > 0.05$ ) and lowest survival in Egg–N3 in 2007 (K–W,  $P < 0.01$ ) (Fig. 2.3C). For *L. ashlandi*, the proportion of survivors for stage pair Egg–N3 differed significantly from those of N3–N6 and N6–C1 (K–W,  $P < 0.001$ ) and was the lowest between these three stage pairs in both years (Fig. 2.3D).

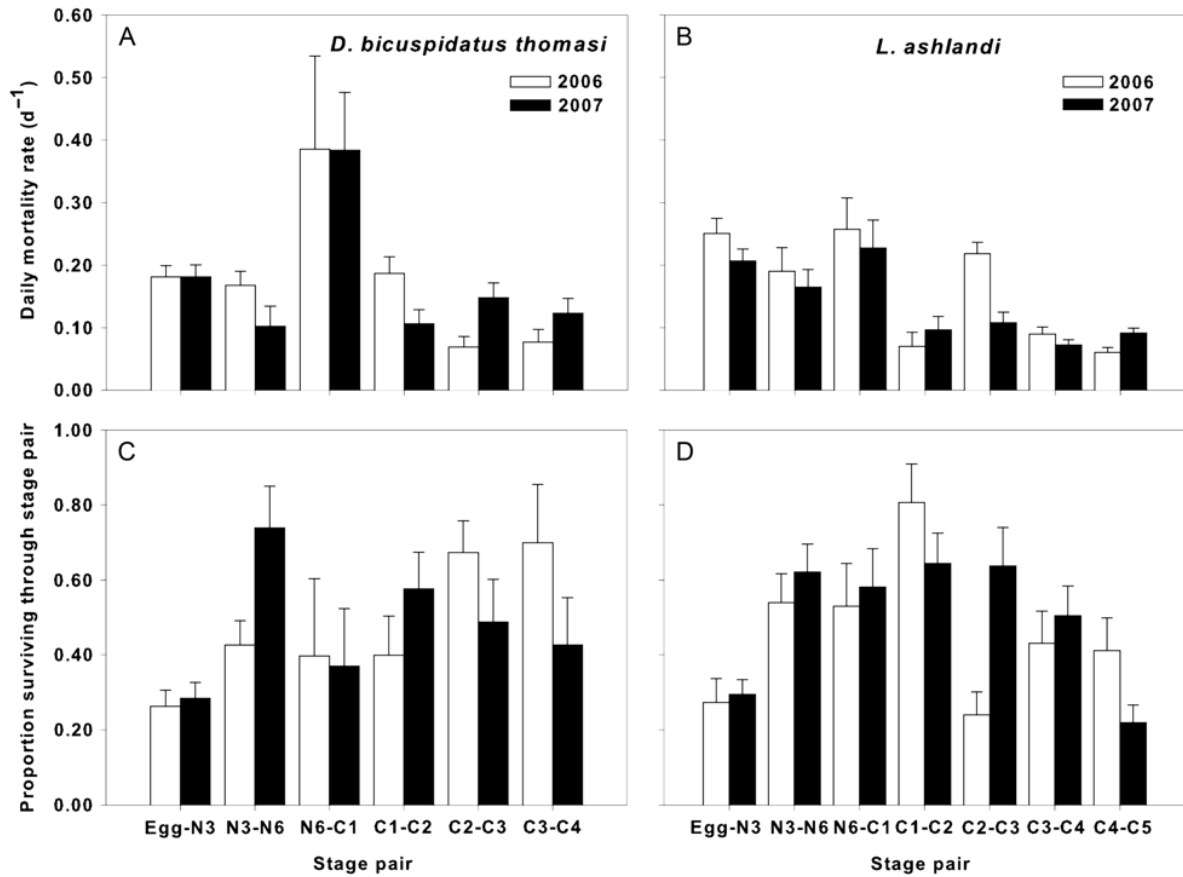


Fig. 2.3. (A) Daily stage-specific mortality rates ( $d^{-1}$ ) for *D. bicuspidatus thomasi* and (B) for *L. ashlandi*. (C) Proportions surviving through stage pairs from eggs to copepodite for *D. bicuspidatus thomasi* and (D) for *L. ashlandi* during their respective growing seasons in 2006 ( $\circ$ ) and 2007 ( $\bullet$ ). Mortality rates in C4-C5 and proportions surviving through C4-C5 of *D. bicuspidatus thomasi* were not estimated as the C4 copepodite stage goes into diapause. Mortality rates in C5-C6 and proportions surviving through C5-C6 were not estimated as experimental results in the published literature stopped at C5. Values represent the mean  $\pm$  standard error (averaged over sampling stations).

### 2.5.3 Daily stage-specific recruitment patterns

The daily recruitment rate was calculated using PopEpr and the proportion surviving through each stage pair, incorporating the mortality rates and the development times for each station during the sampling period (Fig. 2.4). The patterns in stage-specific recruitment of *D. bicuspidatus thomasi* in 2006 and 2007 over the growing season were similar (Fig. 2.4A). Daily stage-specific recruitments of *L. ashlandi* showed similar levels between 2006 and 2007 (for C3: ANOVA,  $F_{1,4} = 2.68$ ,  $P > 0.05$ ; Fig. 2.4B). Daily recruitment of N3 decreased by one order of magnitude for *L. ashlandi*, whereas daily recruitments of N3 and N6 decreased by less than one order of magnitude for *D. bicuspidatus thomasi*.

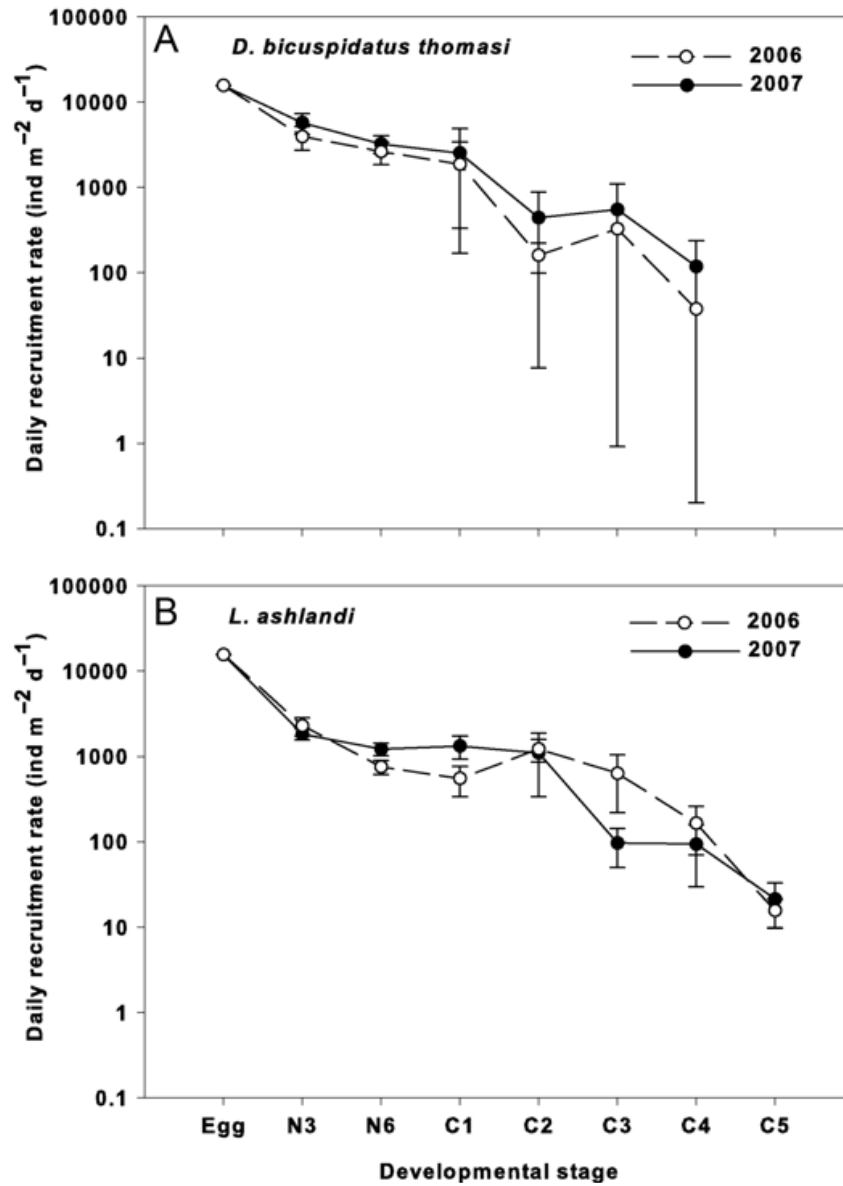


Fig. 2.4. Stage-specific daily recruitment rate (ind  $m^{-2} d^{-1}$ ) during the ontogenetic development of (A) *D. bicuspidatus thomasi* and (B) *L. ashlandi* during their respective growing seasons in 2006 (open circle) and 2007 (closed circle). Values represent the mean  $\pm$  standard error (averaged over sampling stations).



#### 2.5.4 Seasonal patterns in population recruitment to late naupliar stages

For *D. bicuspidatus thomasi*, the seasonal pattern in late naupliar abundance resulted from the pattern in PopEpr (Fig. 2.5A and I). The peaks in daily recruitment of N3 ( $R_{N3}$ ) (June) during the growing season corresponded to periods of high PopEpr for both years since daily mortality rate in Egg-N3 ( $m_{\text{Egg-N3}}$ ) showed no interannual change and proportions surviving to N3 ( $S_{\text{Egg-N3}}$ ) were low (Fig. 2.5A–C, E and G).

For *L. ashlandi*, the seasonal pattern in recruitment to late naupliar stages differed in both years (Fig. 2.5J). From May to July in 2006 and from May to August in 2007, the recruitment to late naupliar stages was driven by the PopEpr (Fig. 2.5B and J). During these periods, PopEpr were high,  $m_{\text{Egg-N3}}$  increased and  $R_{N3}$  were low due to low  $S_{\text{Egg-N3}}$  (Fig. 2.5D, F and H). In contrast, at the end of the 2006 season, the elevated late naupliar abundance of calanoids resulted from a high  $R_{N3}$  associated with a high  $S_{\text{Egg-N3}}$  and low PopEpr (Fig. 2.5B, F, H and J).

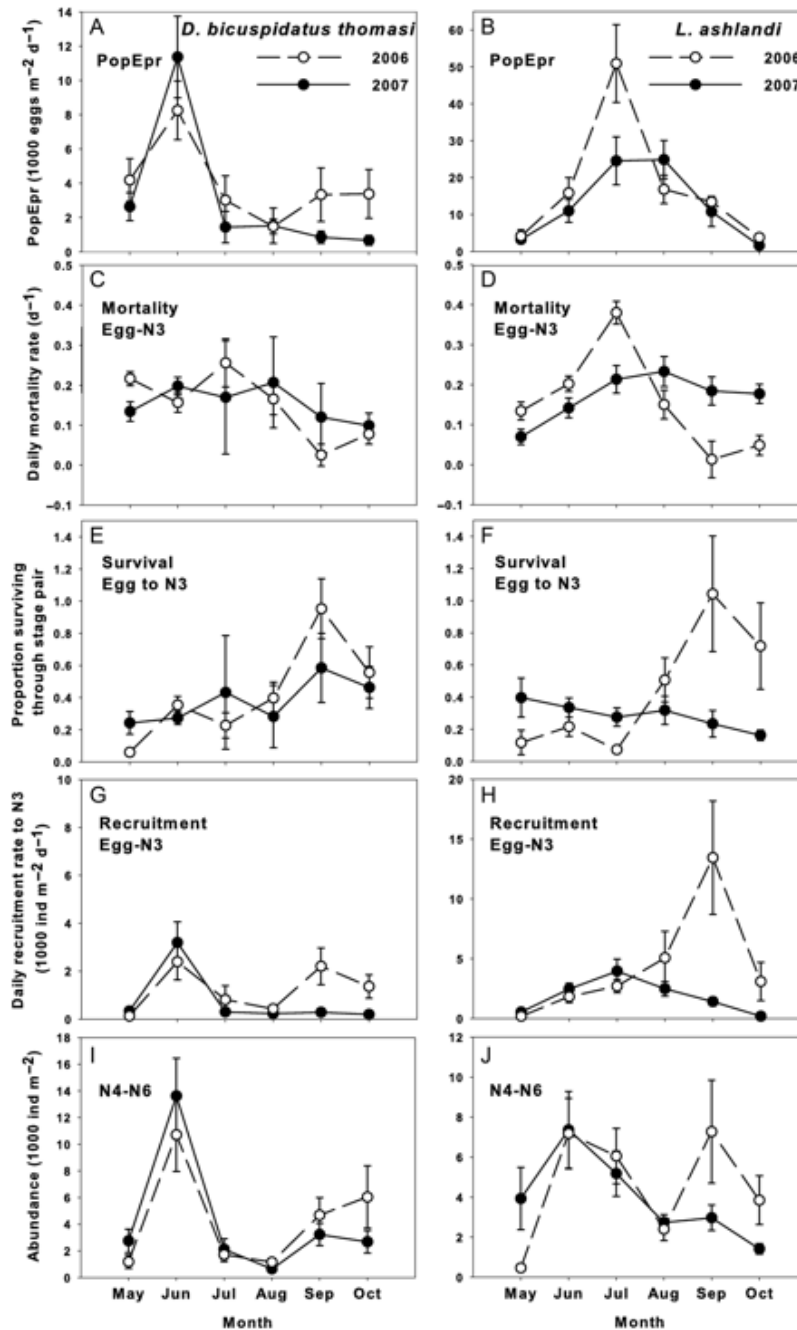


Fig. 2.5. Seasonal variations for *D. bicuspidatus thomasi* and *L. ashlandi*, respectively for (A, B) population EPR (1000 eggs m<sup>-2</sup> d<sup>-1</sup>), (C, D) daily mortality rates of Egg-N3 (d<sup>-1</sup>), (E, F) the proportion surviving from egg to N3, (G, H) daily recruitment from egg to N3 and (I, J) the abundance of N4-N6 (1000 ind m<sup>-2</sup> d<sup>-1</sup>) during 2006 (open circle) and 2007 (closed circle). Values represent the monthly average  $\pm$  standard error (averaged over sampling stations).

### **2.5.5 Relationships between abundance of early stages, PopEpr and recruitment rate**

The abundance of cyclopoid N4–N6 was related to PopEpr and  $R_{N3}$  during the growing season. PopEpr significantly explained 54 and 53% of the variance in the abundance of N4–N6 (Fig. 2.6A), while daily recruitment explained 65 and 46% (Fig. 2.6B) for 2006 and 2007, respectively. For the calanoid, PopEpr explained less of the variance in the abundance of N4–N6 than for the cyclopoid with 12 and 9% (Fig. 2.6C) and  $R_{N3}$  accounted for 16% of the variance in 2007, while no significant relationship was observed in 2006 ( $P > 0.05$ ) (Fig. 2.6D).

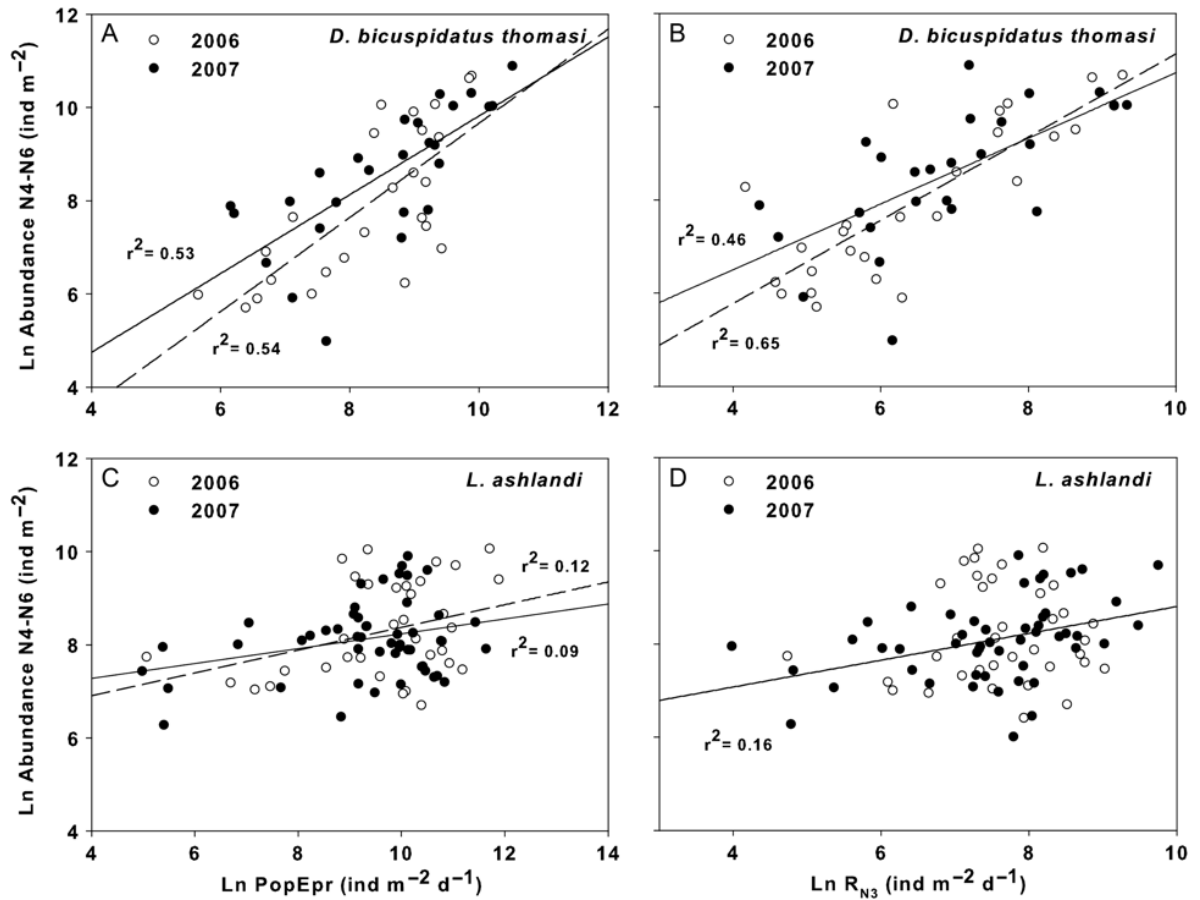


Fig. 2.6. Relationships between the abundance of N4–N6 nauplii of *D. bicuspidatus thomasi* and (A) population egg production rates (PopEpr) and (B) recruitment of N3. Relationships between the abundance of N4–N6 nauplii of *L. ashlandi* and (C) population egg production rates (PopEpr) and (D) recruitment of N3. Lines represent results from linear regressions for 2006 (dashed line) and 2007 (black line).

### 2.5.6 Relationships between mortality in early stages and environmental conditions

A multiple linear regression model showed significant positive effects of *D. bicuspidatus thomasi* abundance for stages C4–C6 on Egg-N3 mortality rates of this species in 2006 ( $P = 0.028$ , Table 2.2). Temperature, phytoplankton biomass, *L. ashlandi* abundance of stages C4–C6 as well as cladoceran abundance all had no significant effect on mortality rates for both years. The regression model explained 42% of the mortality variability in 2006 ( $P < 0.05$ ), whereas in 2007 the model was not significant. In contrast to the cyclopoid, the Egg-N3 mortality rates of *L. ashlandi* were positively related to temperature in both years ( $P < 0.01$ , Table 2.3). In 2006, late copepodite stages (C4–C6) of *D. bicuspidatus thomasi* and *L. ashlandi* had significant positive effects on Egg-N3 mortality rates ( $P < 0.01$  and  $P < 0.05$ , respectively) as well as *Bosmina* sp. abundances ( $P < 0.05$ ). In 2007, only the con-specific C4–C6 abundance positively influenced mortality rates ( $P < 0.0001$ ). The regression models explained 73 and 51% of the variability in these mortality rates for 2006 and 2007, respectively ( $P < 0.0001$ ).

Table 2.2. Statistical results of the multiple regression model of Egg-N3 mortality for *D. bicuspidatus thomasi* versus multiple environmental variables for the growing seasons in 2006 and 2007.

Independent variables	Dependent variable			
	2006		2007	
	Partial corr. coeff.	<i>p</i>	Partial corr. coeff.	<i>p</i>
Intercept	– 0.0676	0.7508	0.5574	0.2484
Ln Temperature (°C)	0.0166	0.7988	– 0.1378	0.3121
Ln Phytoplankton biomass (mg Chl <i>a</i> m <sup>-3</sup> )	– 0.0340	0.2226	– 0.0356	0.7371
Ln <i>D. bicuspidatus thomasi</i> C4-C6 (ind m <sup>-2</sup> )	<b>0.0444</b>	<b>0.0287</b>	– 0.0284	0.3126
Ln <i>L. ashlandi</i> C4-C6 (ind m <sup>-2</sup> )	– 0.0016	0.8692	– 0.0184	0.2709
Ln <i>Bosmina</i> sp. (ind m <sup>-2</sup> )	– 0.0239	0.0642	0.0517	0.0614
Ln <i>Daphnia</i> spp. (ind m <sup>-2</sup> )	– 0.0013	0.9231	0.0051	0.4437
<i>r</i> <sup>2</sup> adjusted	<b>0.42</b>		0.06	
<i>P</i>	<b>&lt;0.05</b>		>0.05	

The sign of partial correlation coefficients defines the effect of each variable. Significant results are indicated in bold.

Table 2.3. Statistical results of the multiple regression model of Egg-N3 mortality for *L. ashlandi* versus multiple environmental variables for the growing seasons in 2006 and 2007.

Independent variables	Dependent variable			
	2006		2007	
	Partial corr. coeff.	<i>p</i>	Partial corr. coeff.	<i>p</i>
Intercept	– <b>2.0424</b>	<b>&lt;0.0001</b>	– <b>2.3459</b>	<b>&lt;0.0001</b>
Ln Temperature (°C)	<b>0.5264</b>	<b>0.0033</b>	<b>0.6575</b>	<b>0.0002</b>
Ln Phytoplankton biomass (mg Chl <i>a</i> m <sup>-3</sup> )	– 0.0118	0.2665	– 0.0887	0.2823
Ln <i>D. bicuspidatus thomasi</i> C4-C6 (ind m <sup>-2</sup> )	<b>0.0239</b>	<b>0.0087</b>	0.0053	0.6719
Ln <i>L. ashlandi</i> C4-C6 (ind m <sup>-2</sup> )	<b>0.0320</b>	<b>0.0362</b>	<b>0.0875</b>	<b>&lt;0.0001</b>
Ln <i>Bosmina</i> sp. (ind m <sup>-2</sup> )	<b>0.0390</b>	<b>0.0122</b>	– 0.0007	0.9642
Ln <i>Daphnia</i> spp. (ind m <sup>-2</sup> )	– 0.0224	0.2274	– 0.0265	0.1433
<i>r</i> <sup>2</sup> adjusted	<b>0.73</b>		<b>0.51</b>	
<i>P</i>	<b>&lt;0.0001</b>		<b>&lt;0.0001</b>	

The sign of partial correlation coefficients defines the effect of each variable. Significant results are indicated in bold.

## 2.6 DISCUSSION

### 2.6.1 Stage-specific mortality in the two species

The stage-specific patterns of mortality for *D. bicuspidatus thomasi* and *L. ashlandi* differed over their growing season. Daily mortality of *D. bicuspidatus thomasi* was characterized by a higher rate in stage pair N6–C1 for both years, while mortality rates in early stage pairs were quite similar to that of the copepodites. In contrast, mortality in *L. ashlandi* showed higher rates in naupliar stages and in C2–C3, whereas the copepodite stage pairs had low mortality rates in Lake Saint-Jean. Robust comparisons of our estimates of mortality rates for these two species with the published literature were not possible as no mortality rates have been previously estimated. However, some general comparisons with stage-specific mortality rates of other cyclopoid and calanoid species tend to support our results. Two cyclopoid species, *Acanthocyclops robustus* and *Mesocyclops leuckarti* showed higher mortality rates in the nauplii and Stage C1 than in copepodite stages (Vijverberg and Richter, 1982).

In freshwater calanoid species in general, the highest mortality rates are generally observed in the naupliar stages with mortality rates in the copepodite stages markedly lower (Confer and Cooley, 1977; Gehrs and Robertson, 1975; Jiménez-Melero *et al.*, 2007). The elevated mortality rate in N6–C1 and lower survivorship of N6 through C1 for *D. bicuspidatus thomasi* suggests that this species might be more sensitive to environmental factors during this morphological transition than *L. ashlandi*. High mortality rates in N6–C1 are common in freshwater copepods (Gehrs and Robertson, 1975; Twombly, 1994) and have been associated with a high energy cost during metamorphosis to the first copepodite stage (Epp and Lewis, 1980). Due to the oligotrophic nature of Lake Saint-Jean, individuals at stage N6 passing to C1 might fail to maintain their metabolism at the level required for maintaining optimal swimming speeds, which could make them more vulnerable to predation and competition (Hart and Bychek, 2011; Herzig *et al.*, 1980). The stage pair C2–C3 of *L.*

*ashlandi* also showed a high mortality resulting in a lower survival in 2006 that was also present in other diaptomid species and partly explained by predation (Confer and Cooley, 1977; Twombly, 1994).

### 2.6.2 Environmental factors and mortality in early stages of the two species

Mortality rates in the early stage pairs of *D. bicuspidatus thomasi* and *L. ashlandi* were affected differently by environmental conditions during their respective growing seasons. Temperature and phytoplankton biomass are known to act on copepod population dynamics (Jiménez-Melero *et al.*, 2013; Seebens *et al.*, 2009). However, in our study, they did not influence the daily mortality rates in early stages of *D. bicuspidatus thomasi*. This cold water species was present in the system when temperature was ~10°C during the spring and likely seems to tolerate wide temperature variations (as does *Cyclops scutifer*) without affecting its mortality in early stages (Waervagen and Nilssen, 2010). The lack of a significant relationship between mortality rate and phytoplankton biomass suggests that algal concentration was not limiting for naupliar development. Indeed, the average phytoplankton biomass during the growing season of *D. bicuspidatus thomasi* was 0.3 mg C L<sup>-1</sup> and corresponds to the threshold concentration sufficient for a successful development of cyclopoid naupliar stages in general (Hansen and Santer, 1995).

Predation, cannibalism and competition pressures could also affect copepod population dynamics (Peacock and Smyly, 1983; Twombly *et al.*, 2007). In *D. bicuspidatus thomasi*, mortality in Egg-N3 was positively related to the abundance of stages C4–C6 in 2006. This density-dependent effect likely due to cannibalism of late copepodite stages on their con-specific early nauplii in *D. bicuspidatus thomasi* was expected as stages from C4 to C6 are known to be predaceous feeders on copepodites and nauplii in general (McQueen, 1969; Moore, 1979). In 2006, this cannibalism



pressure on early naupliar stages could have had been amplified by the low algal concentrations observed. As such, cannibalism can provide a subsidiary for algal food shortage for females (Hansen and Santer, 1995; van den Bosch and Santer, 1993). Contrary to 2006, no significant density-dependence effect was observed in 2007, which was likely due to the occurrence of an algal bloom that year during the growing season (Fig. 2.2). This lack of density-dependence effect in the presence of higher algal concentrations 2007 supports our hypothesis of the presence of density dependence due to food limitation in 2006 (Anderson, 1970; Gabriel, 1985).

Contrary to *D. bicuspidatus thomasi*, temperature affected mortality positively in the early stages of *L. ashlandi* during the growing season in both years. Temperature acts on the behaviour and metabolism of copepods (Hart and Bychek, 2011). High temperatures during the growing season could increase the production of early stages in the system that coincides with the presence of predators, interspecific and intraspecific competitors also influenced by temperature.

Density dependence can control mortality in calanoid early stages. As the exogenous diet probably appears in stage N3 (Tóth and Kato, 1996), a part of the density-dependent mortality observed in *L. ashlandi* Egg-N3 could result from competition by late C4–C6 stages for common food sources. Active cannibalism on Egg-N3 by *L. ashlandi* C4–C6 could also explain the density-dependent effect observed in our study, as predatory behaviours are present in some diaptomid species (Anderson, 1970). The interannual difference in the density-dependent effect of *L. ashlandi* probably results from the capacity of *Leptodiaptomus* sp. to exploit other food resources such as microzooplankton (Bundy *et al.*, 2005). In addition, mortality in calanoid nauplii was also related to *D. bicuspidatus thomasi* C4–C6 in 2006, suggesting active predation by this dominant cyclopoid on calanoid nauplii (McQueen, 1969; Moore, 1979). Finally, the absence of a density-dependent effect from the two dominant cladocerans of Lake Saint-Jean for the mortality stage pair Egg-N3 in 2007

could be explained by the effectiveness of *Bosmina* sp. in switching between food items and exploiting other food resources other than the nauplii. Thus, this cladoceran could avoid significant interspecific competition with calanoid nauplii (DeMott, 1982). However, a density-dependent effect from *Bosmina* sp. occurred in 2006. This interannual difference would likely be due to the earlier peak in phytoplankton biomass in May 2006 followed by low phytoplankton biomass during the growing season of *L. ashlandi* (Fig. 2.2B). During this low phytoplankton biomass period, *Bosmina* sp. would probably be unable to switch its food resource and thus be forced to utilize the same food resource as the calanoid nauplii, in contrast to the situation in 2007. In regard to *Daphnia* spp., an efficient competitor with nauplii for phytoplankton, for both 2006 and 2007, *L. ashlandi* could progressively eliminate this cladoceran from the lake through interspecific competition and therefore neutralize any interspecific competition with nauplii (Hansen and Hairston, 1998; Hazelwood and Parker, 1963).

### 2.6.3 Control on recruitment for the two copepod species

Recruitment was controlled by different factors for each of the two copepods. For *D. bicuspidatus thomasi*, PopEpr controlled the late naupliar abundance for both study years during the growing period. The seasonal pattern in abundance for these stages was similar over both years and clearly corresponded to the seasonal patterns of PopEpr. Periods of high PopEpr resulted in a high daily recruitment to N3, an elevated abundance of N4–N6 and a low survival of Egg to N3. In contrast, control of recruitment of *L. ashlandi* differed between years. Seasonal patterns in PopEpr were quite similar for both 2006 and 2007; seasonal patterns of the daily recruitment rate to N3 and for late naupliar abundance, however, showed interannual and intraannual differences. In summer 2006, high PopEpr resulted in an increase in the daily recruitment to N3 and an elevated late naupliar stage abundance, while survival in the

early stages was low suggesting an influence on the recruitment of *L. ashlandi* by PopEpr. However, a peak in daily recruitment to N3 and in late naupliar stage abundance occurred during the increased survival of the early stages during the autumn of 2006 implying that a recruitment of *L. ashlandi* was associated with survival during this period. In 2007, mortality/survival had a constant seasonal pattern, while PopEpr and recruitment to N3 had a marked seasonal pattern with periods of elevated PopEpr corresponding to periods of high daily recruitment to N3 and increased late naupliar stage abundance. Consequently, PopEpr controlled the recruitment of *L. ashlandi* in 2007. In conclusion, the recruitment of *D. bicuspidatus thomasi* was controlled by reproduction (bottom-up control) during the growing season during both years, whereas reproduction and mortality/survival (top-down control) drove the recruitment of *L. ashlandi* depending on the year, likely related to the seasonal pattern of phytoplankton biomass (Fig. 2.2B). This illustrates how both bottom-up and top-down controls can act to regulate the recruitment and consequently the population dynamics of copepod species in a similar manner to that observed for other marine and freshwater species (Heath *et al.*, 2008; Plourde *et al.*, 2009a; Seebens *et al.*, 2007; Twombly *et al.*, 2007).

#### **2.6.4 Limits of the mortality estimation**

The VLT method has assumptions and limitations that constrain its application to specific situations (Gentleman *et al.*, 2012; Ohman, 2012). We are aware of these limits and were cautious in reducing the most important biases that could have a significant effect on our results. (i) Our sampling frequency (14 days) was much shorter than the average generation time of these copepods in summer (Table 2.1) and than the lake water renewal time (93 days), which would have likely minimized the biased associated with VLT (Kimmerer, 2015). (ii) By only considering the copepod population growth periods, we minimized bias associated with the summer diapause of

the cyclopoid population (Stage C5) and non-steady development times in general (Ohman, 2012). (iii) Although certainly not optimal, our generic approach to estimate temperature- and food-dependent development times and Epr is considered adequate to capture seasonal, interannual and interspecific differences important to our mortality estimates. Additionally, the drawback associated with using generic per capita Epr estimates (functions) would be a minor effect as PopEpr is more dependent on female abundance (Melle *et al.*, 2014; Plourde *et al.*, 2009a). (iv) The correction of the copepod abundances due to plankton net size selectivity allowed us to adjust abundance to avoid the common bias of unbalanced stage ratio (Eiane *et al.*, 2002).

## 2.7 CONCLUSION

This study is the first to describe and contrast the stage-specific mortality rates of the two main cyclopoid and calanoid copepod species in a subarctic freshwater lake over 2 years of field data and using the VLT method. It also demonstrates how bottom-up and top-down controls can affect the population dynamics of two copepod species. Different environmental forces influence the population dynamics of the main calanoid and cyclopoid species of Lake Saint-Jean, and interactions between bottom-up and top-down controls govern copepod mortality and recruitment. These results demonstrate the importance of taking into consideration the sum of all environmental factors to better understand copepod population dynamics in Lake Saint-Jean and in freshwater ecosystems in general. Knowledge of stage-specific mortality, survival and recruitment is a fundamental element of copepod ecology. Our results may also provide useful information for fishery studies, as copepods are an important link in the energy transfer from primary producers to higher trophic levels.

## **2.8 ACKNOWLEDGEMENTS**

We are grateful to all the people of the Laboratoire des sciences aquatiques (LASA), who contributed to the field sampling and to the hand picking of zooplankton species and fish larvae. We also thank Murray Hay (Maxafeau Editing Services) and the reviewers for helpful comments to improve the manuscript.

## **2.9 FUNDING**

Natural Sciences and Engineering Research Council of Canada (NSERC); Corporation de LACTivité Pêche Lac-Saint-Jean.

## **2.10 SUPPLEMENTARY INFORMATION**

In the method section, the concentrations of Chl *a* expressed in mg C L<sup>-1</sup> in lake Saint-Jean were calculated using a C:Chl *a* ratio value of 80 from Marty and Planas (2008).

## CHAPITRE III

### **INTRAGUILD PREDATION WITHIN THE ZOOPLANKTON COMMUNITY OF A LARGE BOREAL RESERVOIR**

Alexandra Marion<sup>1</sup>, Christian Nozais<sup>2</sup>, Pascal Sirois<sup>1</sup>, Stéphane Plourde<sup>3</sup>

<sup>1</sup> Chaire de recherche sur les espèces aquatiques exploitées, Laboratoire des sciences aquatiques, Département des sciences fondamentales, Université du Québec à Chicoutimi, 555 boulevard de l'Université, Chicoutimi, Québec, Canada G7H 2B1

<sup>2</sup> Département de biologie, chimie et géographie, Université du Québec à Rimouski, 300 allée des Ursulines, Rimouski, Québec, Canada G5L 3A1

<sup>3</sup> Maurice Lamontagne Institute, Fisheries and Oceans Canada, 850 route de la mer, Mont-Joli, Québec, Canada G5H 3Z4

submitting to Journal of Plankton Research (2018)

### 3.1 RÉSUMÉ

La prédation intragilde au sein de la communauté d'invertébrés est souvent omise des discussions traitant des interactions trophiques majeures dans le réseau trophique pélagique des lacs. En raison de changements dans le comportement alimentaire pendant le développement ontogénique de certaines populations zooplanctoniques et de populations structurées par stade, la prédation intragilde est vraisemblablement présente dans la communauté zooplanctonique. Le réseau trophique pélagique et les contributions alimentaires dans la diète de trois copépodes, un cladocère et la larve d'un poisson ont été examinés en utilisant les isotopes stables de carbone et d'azote. De mai à juillet, la plupart des composants du réseau trophique pélagique dépend de la matière organique particulaire (MOP) autochtone, bien que quelques copépodes, un cladocère et la larve de poisson dépendent de sources allochtones. Entre août et octobre, le réseau trophique pélagique dépend seulement de sources autochtones. Les résultats provenant d'un modèle de mélange basé sur l'analyse d'isotopes stables dans R (SIAR) suggère la présence de prédation intragilde et de cannibalisme au sein de la communauté zooplanctonique. Le copépode cyclopoïde *Diacyclops bicuspidatus thomasi* et le copépode calanoïde *Leptodiaptomus ashlandi* dérivent leur signature en carbone de la MOP (75–250 µm) et de jeunes copépodites de calanoïdes et cyclopoïdes. Selon la période de l'année, le copépode calanoïde *Epischura lacustris* dérive une partie de son signal en carbone de jeunes copépodites et de *L. ashlandi*. Le cladocère *Leptodora kindtii* dérive une partie de son signal en carbone de *L. ashlandi* d'août à octobre. La prédation intragilde est vraisemblablement présente entre la larve de poisson *Osmerus mordax*, *D. bicuspidatus thomasi* et *L. ashlandi* puisque le signal en carbone de la larve de poisson dérive de ces copépodes.

Mots-clés : isotopes stables, matière allochtone, omnivorie, prédation intragilde, zooplancton

### 3.2 ABSTRACT

Intraguild predation within the invertebrate community is often omitted from discussions related to the major trophic interactions in the pelagic food web of lakes. Due to changes in feeding behaviour during ontogenic development in some zooplankton and stage-structured populations, intraguild predation is likely present in the zooplankton community. The pelagic food web and contributions to the diet of three copepods, one cladoceran and the larvae of a fish species were examined using carbon and nitrogen stable isotopes. From May to July, most components of the pelagic food web relied on autochthonous particulate organic matter (POM), although some copepods, one cladoceran and the fish larva relied on allochthonous sources. Between August and October, the pelagic food web relied only on autochthonous sources. The results from a mixed Stable Isotope Analysis in R (SIAR) model suggest the occurrence of intraguild predation and cannibalism within the zooplankton community. The cyclopoid copepod *Diacyclops bicuspidatus thomasi* and calanoid copepod *Leptodiaptomus ashlandi* derived their carbon signal from POM (75–250  $\mu\text{m}$ ) and early calanoid and cyclopoid copepodites. Depending on the time of year, the calanoid copepod *Epischura lacustris* derived a portion of its carbon signal from early copepodites and *L. ashlandi*. The cladoceran *Leptodora kindtii* derived a portion of its carbon signal from *L. ashlandi* during the August–October period. Intraguild predation likely occurs between the fish larvae *Osmerus mordax*, *D. bicuspidatus thomasi* and *L. ashlandi* as the carbon signal of the fish larvae is derived from these copepods.

Keywords: allochthony, intraguild predation, omnivory, stable isotopes, zooplankton.



### 3.3 INTRODUCTION

Intraguild predation occurs when one member of the feeding guild eats another member of the same guild where both compete for a shared resource (Polis *et al.*, 1989). Intraguild predation within the invertebrate community can be a major trophic interaction in the pelagic food web of lakes as it can have a greater impact on the crustacean zooplankton community than vertebrate predation (Blumenshine and Hambright, 2003). Furthermore, intraguild predation can alter the bottom-up and top-down effects of the entire food web (Hart, 2002; Irigoien and Harris, 2006; Mylius *et al.*, 2001). Intraguild predation differs from competition as one of the two protagonists kills the other and it differs from extraguild predation (classic predation) as it reduces competition (Holt and Polis, 1997; Polis and Holt, 1992). Cannibalism, that may represent an extreme intraspecific case of intraguild predation where adults eat their offspring, may also exert predation pressure on the zooplankton community (Irigoien and de Roos, 2011; van den Bosch and Gabriel, 1991; van den Bosch and Santer, 1993). For instance, in a copepod population, cannibalism may stabilise the predator-prey fluctuations during periods of low food resource availability and consequently can play a key role in copepod population dynamics (Becker *et al.*, 2004; van den Bosch and Gabriel, 1991). Intraguild predation is ubiquitous in ecosystems and is more likely to occur where populations are stage-structured and where feeding behaviour shifts with ontogenic development as occurs in copepod populations (Arim and Marquet, 2004; Polis *et al.*, 1989).

Intraguild predation can exist at all trophic levels of a lacustrine pelagic food web. For instance, intraguild predation occurs between rotifers and flagellates as both consume algae (Hiltunen *et al.*, 2013), between copepods feeding on nauplii and copepodites, between copepods and cladocerans feeding on phytoplankton and protozoa (Burns and Schallenberg, 2001; Confer, 1971; Enríquez-García *et al.*, 2013; Sommer and Sommer, 2006; Soto and Hurlbert, 1991b) and between larval fishes and copepods feeding on rotifers, copepods and cladocerans (Siefert, 1972). In ecosystems

where omnivory occurs, omnivory being defined as the consumption at more than one trophic level (Pimm and Lawton, 1978), intraguild predation and cannibalism (intraspecific predation) can coexist as cannibalism is often reported for species that act as intraguild predators (Sprules and Bowerman, 1988).

The cyclopoid genus *Diacyclops* and calanoid genus *Leptodiaptomus* are common and widespread copepods in North American freshwater settings (Pinel-Alloul *et al.*, 2013; Swadling *et al.*, 2001; Torke, 2001). *Diacyclops bicuspidatus thomasi* is a cold-water species generally very abundant from late spring to early summer (Andrews, 1953; Maier, 1989; McQueen, 1969; Moore, 1979). These copepods mature over spring and produce a new generation in late spring (Andrews, 1953; Armitage and Tash, 1967; McQueen, 1969). The occurrence of a diapause phase characterizes its life cycle. *Leptodiaptomus ashlandi* (Copepoda: Calanoida: Diaptomidae) is very abundant during spring and summer (Moore, 1979). Its life cycle contrasts with that of *D. bicuspidatus thomasi* as it does not have a summer diapause phase (Torke, 2001).

A shift in the feeding ecology of both the cyclopoid and the calanoid occurs between the early to adult stages. Nauplii and early copepodite stages are herbivores while late copepodite stages and adults exhibit omnivorous feeding behaviours (McQueen, 1969; Moore, 1979; Zánkai, 1991; Zánkai, 1994). Late copepodite stages and the adults of *D. bicuspidatus thomasi* feed on conspecifics, calanoid nauplii and young copepodites, cladocerans, rotifers and ciliates (Anderson, 1970; Dobberfuhl *et al.*, 1997; LeBlanc *et al.*, 1997; McQueen, 1969; Moore, 1979; Williamson, 1983). DeMott (1986) found that both nauplii and copepodites of calanoid and cyclopoid copepods can select their food.

Most cladocerans are filter feeder species preying on algae, bacteria and ciliates (Agasild and Nõges, 2005; DeMott, 1982; Kankaala, 1988). The large cladoceran *Leptodora kindtii* is a voracious predator feeding on a wide variety of zooplankton from

cladocerans to copepods (Chang and Hanazato, 2004; Herzig and Auer, 1990). Most cladocerans, in contrast to nauplii and copepodites of calanoid and cyclopoid copepods, feed non-selectively (DeMott, 1986).

Lake Saint-Jean (LSJ) is a large oligotrophic reservoir located in the Canadian boreal zone. Thirty-nine species make up the crustacean zooplankton community of this lake. Of these species, 24 are cladocerans, nine are cyclopoid copepods and six are calanoid copepods. *Bosmina* sp. is the dominant cladocerans while *D. bicuspidatus thomasi* and *L. ashlandi* dominate the cyclopoids and calanoids, respectively (Marion *et al.*, in prep.). These species support the fish production and, more specifically, rainbow smelt (*Osmerus mordax*), the key forage species of this lake. The fish larvae preferentially prey on the dominant zooplankton species of LSJ (Sirois *et al.*, 2012). Due to their feeding preferences that change through their ontogenic development (Chow-Fraser and Wong, 1986; Maly and Maly, 1974), *D. bicuspidatus thomasi* and *L. ashlandi* could be potential candidates for intraguild predation as predators and as prey. The great specific diversity and the different feeding behaviours in cladocerans and copepods suggest that intraguild predation could occur in this crustacean zooplankton community.

This study aims to investigate intraguild predation within the pelagic food web of LSJ using stable carbon and nitrogen isotope signatures. The specific objectives are to (1) identify the main actors in any potential intraguild predation involving *D. bicuspidatus thomasi* and *L. ashlandi* as predators and potential prey, by describing the lake's food web structure and estimating the trophic levels of organisms, and (2) evaluate the contribution of food sources in the diets of *D. bicuspidatus thomasi* and *L. ashlandi* and other potential intraguild predators of the same trophic level. The study aims to help identify those species having potential direct or indirect impacts through predation or competition on these two dominant copepods.

### 3.4 METHODS

#### 3.4.1 Study site

Lake Saint-Jean (LSJ) is a large dimictic reservoir in the boreal zone, Quebec, Canada (48°35'40" N, 72°01'50" W; Fig. 3.1). This hydroelectric reservoir has a surface area of 1,053 km<sup>2</sup> and a catchment area of 73,000 km<sup>2</sup>. LSJ is shallow with mean and maximal depths of 11 and 63 m, respectively (Jones *et al.*, 1979). The average water residence time is three months. The lake is generally covered by ice from December to May. Twenty-one rivers flow into the lake and 75% of water supply is from three rivers (Hébert, 1995). LSJ is surrounded by the boreal forest covering 92% of the catchment area and is affected by some human activities (agriculture, forest logging and timber industry). The climate of the region is humid continental with warm and humid summers and long, cold and snowy winters.

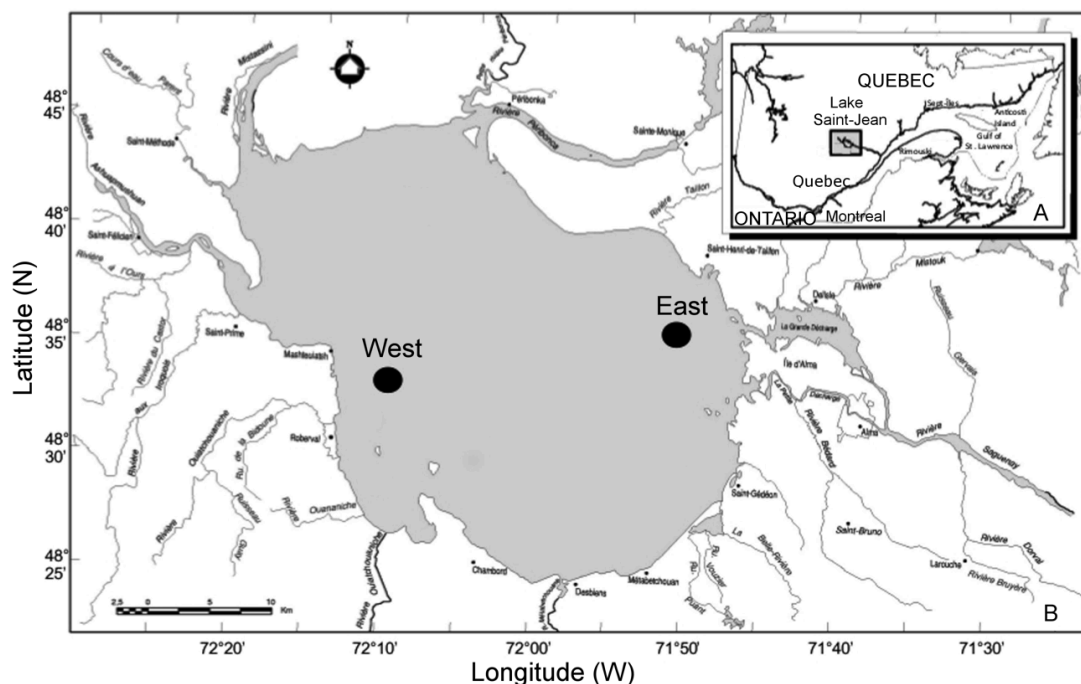


Fig. 3.1. (A) Map of study area showing the geographic location of Lake Saint-Jean, Quebec, Canada and (B) the sampling station locations.

### 3.4.2 Sampling

The lake was sampled eight times during the ice-free period from May to October 2008 (22 May, 3 and 18 June, 2 and 28 July, 13 August, 9 September and 6 October). Samplings took place at two stations (East and West) (mean depth at each station  $\approx 10$  m) (Fig. 3.1). Vertical profiles of temperature, turbidity, dissolved oxygen and pH were obtained using a SeaBird SBE 19 plus CTD. For Chl *a*, surface and subsurface (2-m-depth) waters were sampled with a Kemmerer bottle. Water transparency and the maximum depth of the euphotic zone were estimated using a Secchi disk (euphotic zone depth<sub>max</sub> =  $1.25 \times$  Secchi disk depth; Carignan personal data). Particulate organic matter (POM) was collected using an integrated tube sampler

deployed from the surface to the maximum depth of the euphotic zone. Zooplankton and fish larvae were sampled, respectively, using a Bongo net (0.50-m-diameter) equipped with a 158- $\mu\text{m}$  mesh and a Tucker trawl net (1  $\text{m}^2$ ) equipped with a 500- $\mu\text{m}$  mesh. Both nets were towed obliquely from 2 m above the lake bottom to the water surface. Zooplankton and fish larvae were put in Ziploc® bags and kept in coolers before being brought to the laboratory.

### 3.4.3 Sample processing

For determining Chl *a*, water samples were filtered through Whatman GF/F filters (500 mL). Chl *a* was then determined by fluorometric analyses following 24-h pigment extraction in 90% acetone at 5 °C (Parsons *et al.*, 1984). Water samples for POM (1 L) were passed through a column having two sieves: a 250- $\mu\text{m}$  mesh on the top of the column and a 75- $\mu\text{m}$  mesh on the bottom. The fraction retained by the 75- $\mu\text{m}$  mesh sieve was considered as being the 75–250  $\mu\text{m}$  fraction (copepod nauplii, rotifers and ciliates) while the fraction that passed through represented the < 75  $\mu\text{m}$  fraction (small ciliates, phytoplankton cells, bacteria and detrital particles). POM samples were filtered through pre-combusted Whatman GF/F filters (500 °C for 5 h). Filter samples (in triplicate) were stored in Eppendorf tubes at -80 °C until isotopic analyses. Zooplankton and fish larvae were hand-picked while organisms were still fresh and identified to the lowest possible taxonomic level. Each isotopic sample was composed of 10 to 220 individuals depending on the species. For fish larvae, three individuals per species were pooled in the same sample. Three replicates were prepared for each taxon depending on availability. Copepods were separated into adults and copepodite stages that were grouped as early and late copepodite stages. Early copepodites were grouped as Calanoid and Cyclopoid. Zooplankton and fish larvae samples were stored at -80 °C in Eppendorf tubes until isotopic analyses. Because lipid content in zooplankton varies with the season and among organisms, and lipids are

depleted in  $^{13}\text{C}$  relative to proteins and carbohydrates, they can affect interpretations of  $\delta^{13}\text{C}$  results by lowering  $\delta^{13}\text{C}$  values (Kling *et al.*, 1992; Syväranta and Rautio, 2010). Consequently, lipids were extracted following the protocol of Bligh and Dyer (1959) using a 2:1 chloroform-methanol (v/v) solution during a 24-h period. Zooplankton lipid-free samples were freeze-dried for 24 h following lipid extraction.

#### 3.4.4 Stable isotope analyses

Zooplankton, fish larvae samples and POM filters were freeze-dried and transferred to tin capsules ( $5 \times 8$  mm). The isotopic concentrations in carbon and nitrogen were measured using a COSTECH ECS 4010 elemental analyzer coupled to a DeltaPlus XP IRMS (isotope ratio mass spectrometer) with a ConFlo III interface from Thermo Electron Co. Isotopic abundances were expressed in the conventional  $\delta$  notation as parts per thousand (‰) according the equation:

$$\delta X = \left[ \left( R_{\text{sample}} / R_{\text{standard}} \right) - 1 \right] \times 1000$$

where  $X$  is the stable isotope of interest (either  $^{13}\text{C}$  or  $^{15}\text{N}$ ) and  $R$  is the ratio of this isotope to the lighter isotope (either  $^{12}\text{C}$  or  $^{14}\text{N}$ ). International standards for  $\delta^{13}\text{C}$  and  $\delta^{15}\text{N}$  were Vienna Pee Dee Belemnite (VPDB) limestone and atmospheric nitrogen, respectively. The regression method to correct our isotopic values used anhydrous caffeine (Sigma Chemical Co., St-Louis, USA), Mueller Hinton Broth (Becton Dickinson, USA) and the microalga *Nannochloropsis* as the stable isotope laboratory standards. These homemade standards were calibrated with certified standards of the National Institute of Standards and Technology (NIST, USA). The analytical precision (SD) was  $\pm 0.30\text{‰}$  for  $\delta^{13}\text{C}$  and  $\pm 0.18\text{‰}$  for  $\delta^{15}\text{N}$ .

### 3.4.5 Trophic level and dietary contribution

The trophic level of species was calculated at each station and for two defined periods (as defined in the ‘Data analyses’ section below) following the equation of Post (2002):

$$TL_{\text{consumer}} = \frac{(\delta^{15}N_{\text{consumer}} - \delta^{15}N_{\text{base}})}{\Delta_n} + \lambda$$

where  $\delta^{15}N$  is the isotopic abundance of nitrogen,  $\Delta_n$  is the nitrogen enrichment (in ‰) observed for each trophic level and estimated at 3.4‰ (Minagawa and Wada, 1984) and  $\lambda$  is the trophic level of primary producers ( $\lambda = 2$ ). To reflect the isotopic signatures of primary producers, *Daphnia* spp. is reported as being the most appropriate taxon to use as a baseline for the pelagic food web study (Matthews and Mazumder, 2003). However, the reference baseline selected in this study was the primary consumer *Bosmina* sp. as this genus had the lowest  $\delta^{15}N$  signature among zooplankton taxa, which suggests a lower trophic level, and because it occurred at each station and each period, unlike *Daphnia* spp. (Fig. 3.2). The trophic level of organisms was estimated for each station and each period using the  $\delta^{15}N$  value of the baseline as the  $\delta^{15}N$  averages of *Bosmina* sp. for each station and each period.

Potential contributions from different food sources to the diet of the various consumers, such as suspension and raptorial feeders (adults of *Diacyclops bicuspidatus thomasi* and *Leptodiptomus ashlandi*, *Epischura lacustris*, *Leptodora kindtii*) and fish larvae (*Osmerus mordax*), were assessed using an SIAR mixed model (Stable Isotope Analysis in R, version 4.1.3; (Parnell *et al.*, 2010). The potential food sources used in the SIAR mixed model for all consumers cited above were based on literature. SIAR used a consumer matrix containing the observed isotopic abundances of consumers and a source matrix containing the means and standard deviations of each source. As this Bayesian approach considers trophic enrichment, a trophic enrichment factor matrix was added using the means and standard deviations of trophic fractionation taken from



Post (2002) with  $0.4 \pm 1.3\text{‰}$  for  $\delta^{13}\text{C}$  and  $3.4 \pm 1.0\text{‰}$  for  $\delta^{15}\text{N}$ . The dietary contributions were determined for each station and for both periods.

### 3.4.6 Data analyses

Based on the diapause phase in the life cycle of *D. bicuspidatus thomasi* (Marion *et al.*, 2016), we defined two periods in the study. The first period was from May to the end of July when the cyclopoid was present. The second period was from August to October when the cyclopoid entered diapause. Environmental characteristics were examined through non-parametric tests. Seasonal and spatial differences for the isotopic signatures and for the estimated trophic levels for each taxon were assessed using Student *t*-tests. One-way ANOVA followed by a post hoc Tukey's test determined those trophic groups differing from each other at each station for each period and to define those species that comprise the different trophic groups.

## 3.5 RESULTS

### 3.5.1 Physicochemical environment

Environmental variables for LSJ, except for the Secchi depth, showed significant seasonal and spatial variability. At both stations, temperature and pH were highest from August to October while turbidity and *c* were lowest during this period (Table 3.1). Phytoplankton biomass was higher from August to October for both stations with values of 2.05 and 1.12 mg Chl *a* m<sup>-3</sup> for stations East and West, respectively (Table 3.1).

When comparing stations, from May to July, the recorded temperature, turbidity and pH values were higher at Station East, whereas dissolved oxygen was highest at

Station West. From August to October, turbidity and pH were highest at Station East while temperature was lowest here and dissolved oxygen showed no significant difference between stations. Phytoplankton biomass was higher at Station East for both periods.

Table 3.1. Environmental characteristics for the two sampling stations from Lake Saint-Jean (mean  $\pm$  standard deviation on the whole water column) during the periods of May–July (a) and August–October 2008 (b). Asterisks indicate significant differences between the two periods at both stations and the two stations at both periods (Mann-Whitney tests).

	Station East			Station West			(a)	(b)
	May–July	August–October		May–July	August–October			
Latitude N	48°32'36"			48°36'42"				
Longitude W	72°12'06"			71°52'18"				
Secchi depth (m)	1.77 $\pm$ 0.30	1.53 $\pm$ 0.24	n.s	2.05 $\pm$ 0.36	1.84 $\pm$ 0.24	n.s	n.s	n.s
Temperature (°C)	14.29 $\pm$ 3.66	16.56 $\pm$ 3.44	****	12.95 $\pm$ 3.78	16.64 $\pm$ 3.10	****	****	*
Turbidity (NTU)	1.44 $\pm$ 0.32	1.23 $\pm$ 0.14	****	1.12 $\pm$ 0.39	0.89 $\pm$ 0.59	****	****	****
pH	7.37 $\pm$ 0.18	7.73 $\pm$ 0.15	****	7.24 $\pm$ 0.34	7.66 $\pm$ 0.12	****	***	****
DO (mg L <sup>-1</sup> )	6.49 $\pm$ 0.76	5.66 $\pm$ 0.40	****	6.60 $\pm$ 0.66	5.68 $\pm$ 0.36	****	**	n.s
Chl <i>a</i> (mg m <sup>-3</sup> )	0.94 $\pm$ 0.16	2.05 $\pm$ 1.31	****	0.85 $\pm$ 0.48	1.12 $\pm$ 0.32	**	**	**

\*, \*\*, \*\*\*, \*\*\*\* represent *p* values < 0.05, 0.01, 0.001, 0.0001 and n.s: not significant

### 3.5.2 Pelagic food web structure and spatio-temporal variability

The isotopic landscape of LSJ was characterized by  $\delta^{15}\text{N}$  values varying between 1.70‰ and 11.47‰ and by  $\delta^{13}\text{C}$  values varying between -34.56 and -25.34‰ (Fig. 3.2). POM < 75  $\mu\text{m}$  had generally the lowest  $\delta^{15}\text{N}$  values in the food web, varying between 1.70‰ and 3.24‰ while  $\delta^{15}\text{N}$  values of POM 75–250  $\mu\text{m}$  varied between 3.16‰ and 4.32‰. The POM fractions were more enriched in  $\delta^{13}\text{C}$  than primary consumers, POM fractions having values ranging from -25.34 to -28.25‰ (Fig. 3.2). This enrichment was greater from August to October (Fig. 3.2b and d).

The  $\delta^{15}\text{N}$  values of *Bosmina* sp. ranged from 2.20‰ to 3.85‰ over both time periods and showed the lowest  $\delta^{15}\text{N}$  values of the LSJ food web from August to October at Station West (Fig. 3.2d). Its  $\delta^{13}\text{C}$  values remained quite similar from May through October, ranging from -29.92‰ to -31.11‰. The two most abundant copepods of LSJ, *D. bicuspidatus thomasi* and *L. ashlandi*, had  $\delta^{15}\text{N}$  signatures varying between 5.90‰ and 8.62‰ from May to July; these  $\delta^{15}\text{N}$  values being similar to those of *E. lacustris* and *L. kindtii* (Fig. 3.2a and c). Most of copepods had  $\delta^{13}\text{C}$  values ranging from -34.56‰ to -28.29‰ over both time periods (Fig. 3.2). Finally, highest  $\delta^{15}\text{N}$  values were found in the larval rainbow smelt (*O. mordax*) with values varying between 10.21‰ and 11.47‰ in the May–July period. Its  $\delta^{13}\text{C}$  values ranged from -30.63‰ to -28.75‰ during this period (Fig. 3.2a and c).

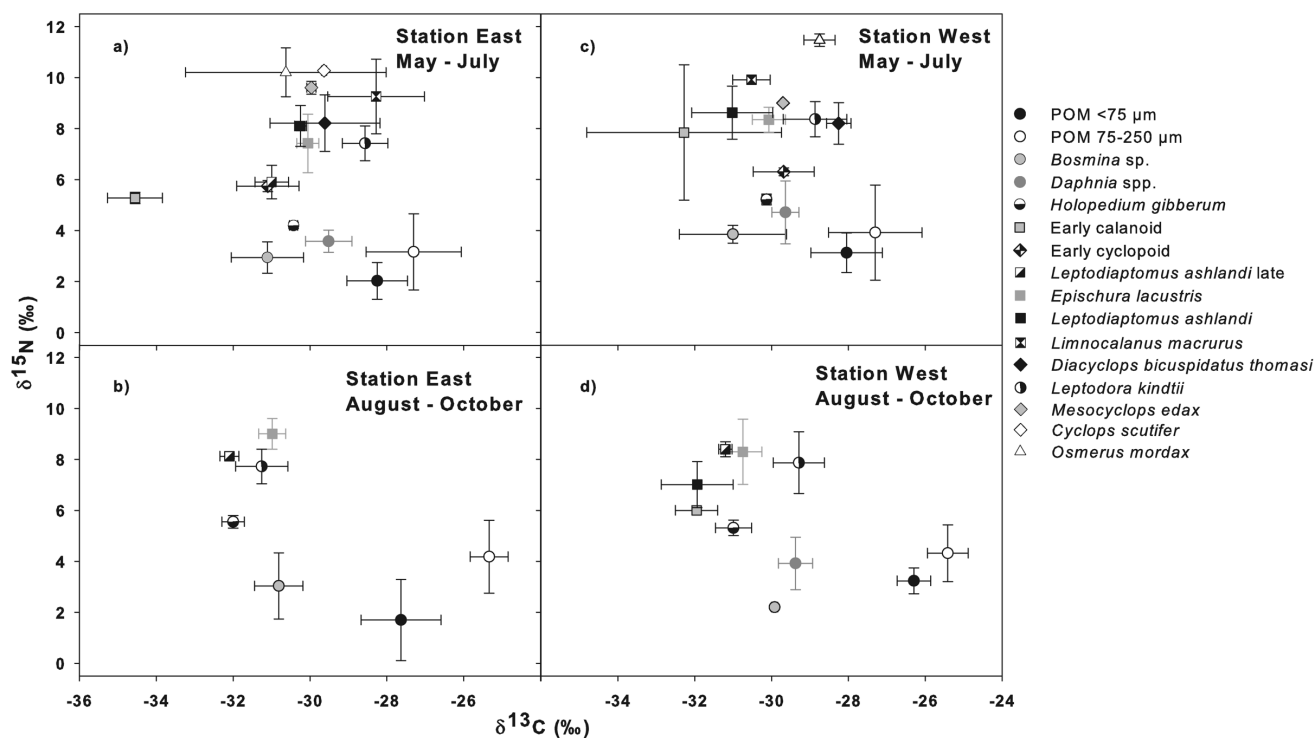


Fig. 3.2. Biplot of  $\delta^{15}\text{N}$  and  $\delta^{13}\text{C}$  signatures (‰) of cladocerans, copepods and fish larvae at stations East (a and b) and West (c and d) of Lake Saint-Jean during the periods of May–July (a and c) and August–October (b and d). Each symbol, defined in the legend, represents a mean  $\pm$  standard deviation.

Comparing the temporal variation of  $\delta^{15}\text{N}$  signatures, the  $\delta^{15}\text{N}$  values of the POM fractions and larval fish did not differ between the two periods for both stations. The  $\delta^{15}\text{N}$  values for *Holopedium gibberum*, *E. lacustris* and the late copepodite stage of *L. ashlandi* were higher (Student *t*-test  $p < 0.01$ ) from August to October than the May to July period at Station East (Fig. 3.3c and d) whereas at Station West, the  $\delta^{15}\text{N}$  values of *Bosmina* sp. and *L. ashlandi* were higher from May to July (*t*-tests  $p < 0.0001$  and  $p < 0.01$  respectively) than the August–October sampling period (Fig. 3.4c and d). In terms of spatial variability, from May to July,  $\delta^{15}\text{N}$  signatures of most taxa and POM (except for POM 75–250  $\mu\text{m}$ , *L. ashlandi*, *D. bicuspidatus thomasi* and *O. mordax*) had higher values at Station West than Station East (Fig. 3.3b and 3.4b). From August to October, only POM  $< 75 \mu\text{m}$  had higher  $\delta^{15}\text{N}$  values at the western sample site (*t*-test  $p < 0.05$ ) (Fig. 3.2c and d).

For the seasonal patterns of  $\delta^{13}\text{C}$  values, at Station East, POM  $< 75 \mu\text{m}$  and *Bosmina* sp. showed no significant differences in  $\delta^{13}\text{C}$  values between the two periods. In contrast, POM 75–250  $\mu\text{m}$  had enriched  $\delta^{13}\text{C}$  values (*t*-test  $p < 0.001$ ) from August to October while *L. kindtii*, *E. lacustris*, *H. gibberum* and the late stages of *L. ashlandi* showed depleted  $\delta^{13}\text{C}$  values at this time at Station East (*t*-tests  $p < 0.0001$  for *L. kindtii* and *E. lacustris*,  $p < 0.001$  and  $p < 0.05$ , for *H. gibberum* and the late stages of *L. ashlandi*, respectively) (Fig. 3.3a and b). At Station West, *E. lacustris* had depleted  $\delta^{13}\text{C}$  values from August to October compared to the earlier period (*t*-test  $p < 0.01$ ) whereas POM  $< 75 \mu\text{m}$ , 75–250  $\mu\text{m}$  and *Limnocalanus macrurus* had enriched  $\delta^{13}\text{C}$  values (*t*-tests  $p < 0.001$ ,  $p < 0.01$  and  $p < 0.001$ , respectively) (Fig. 3.4a and b). In terms of spatial variability, early copepodite stages of cyclopoids at Station West were enriched in  $\delta^{13}\text{C}$  from May to July (*t*-test  $p < 0.01$ ) compared to samples recovered at the same time at Station East. For the August–October period, the  $\delta^{13}\text{C}$  values of POM  $< 75 \mu\text{m}$ , *L. ashlandi* (late copepodite stage) and *L. kindtii* were enriched at Station West relative to Station East (*t*-tests:  $p < 0.01$ ,  $p < 0.01$  and  $p < 0.0001$ , respectively) (Fig. 3.3 and 3.4).

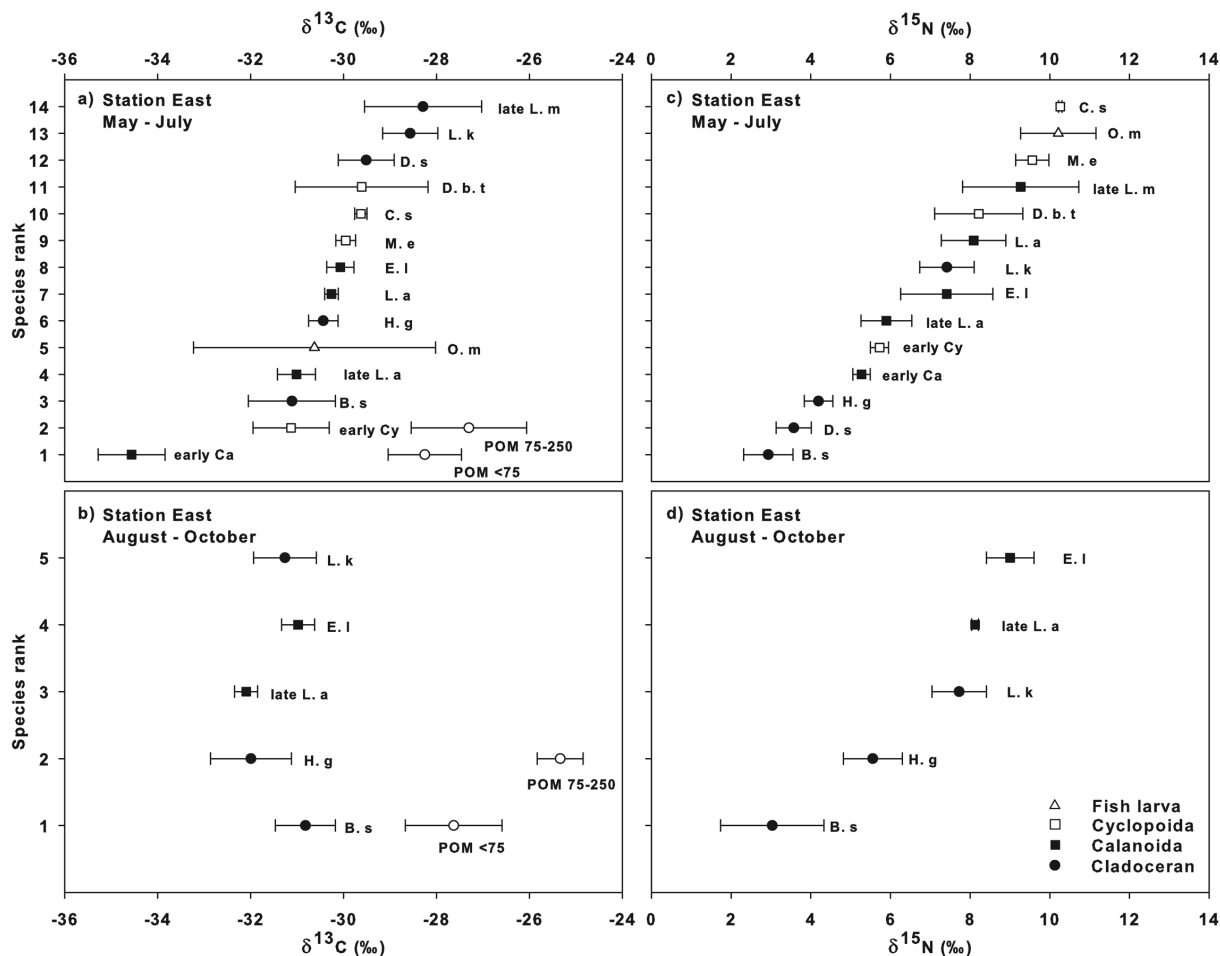


Fig. 3.3. Ranking of isotopic signatures in (a and b) carbon and (c and d) nitrogen for zooplankton and fish larvae of Lake Saint-Jean at Station East. Each symbol represents the mean  $\pm$  standard deviation. Abbreviations correspond to species: B. s = *Bosmina* sp., D. s = *Daphnia* spp., H. g = *Holopedium gibberum*, L. k = *Leptodora kindtii*, Ca = calanoid, Cy = cyclopoid, E. l = *Epischura lacustris*, L. a = *Leptodiaptomus ashlandi*, L. m = *Limnocalanus macrurus*, C. s = *Cyclops scutifer*, D. b. t = *Diacyclops bicuspidatus thomasi*, M. e = *Mesocyclops edax* and O. m = *Osmerus mordax*.

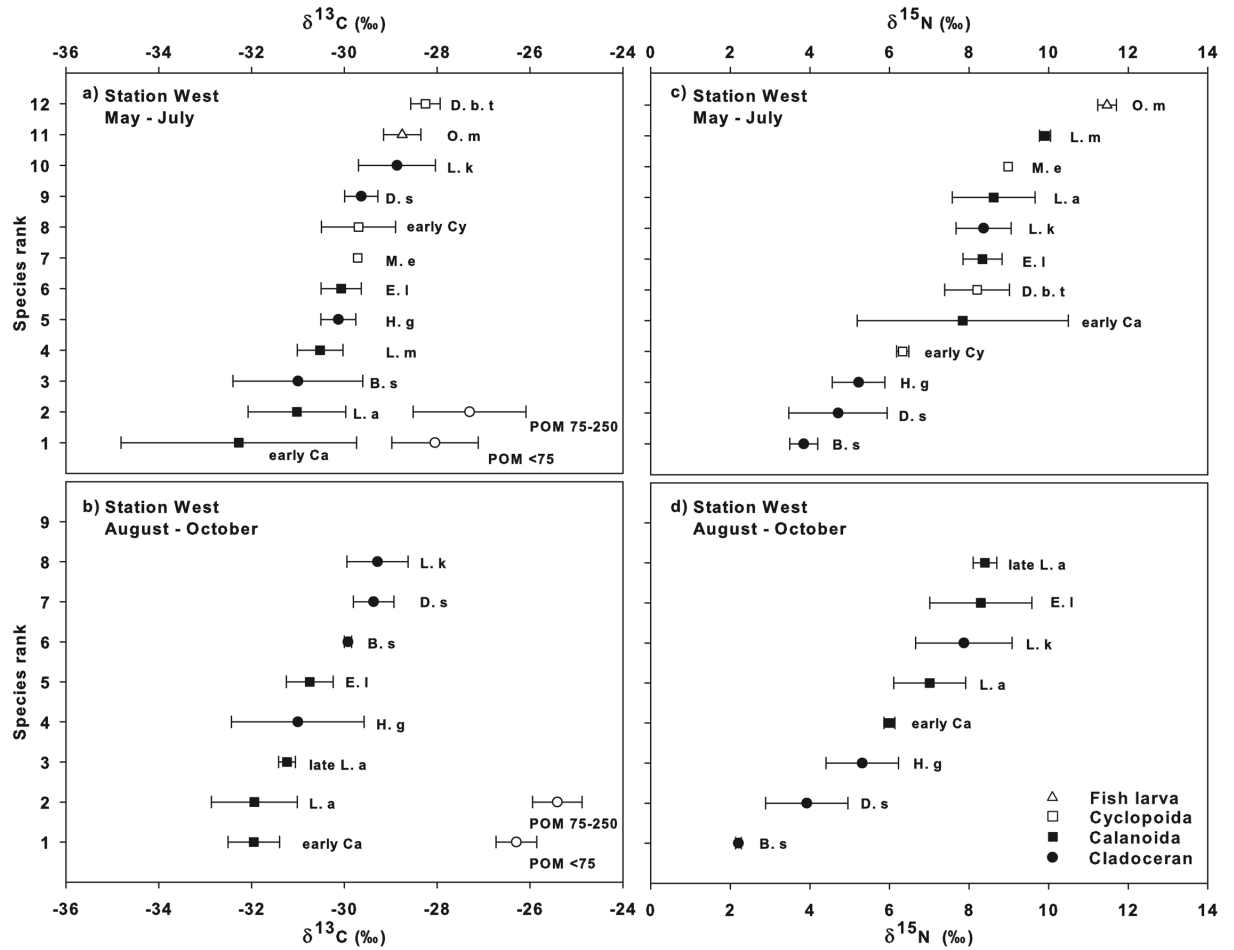


Fig. 3.4. Ranking of isotopic signatures in (a and b) carbon and (c and d) nitrogen for zooplankton and fish larvae of Lake Saint-Jean at Station West. Each symbol represents the mean  $\pm$  standard deviation. Abbreviations correspond to species: B. s = *Bosmina* sp., D. s = *Daphnia* spp., H. g = *Holopedium gibberum*, L. k = *Leptodora kindtii*, Ca = calanoid, Cy = cyclopoid, E. l = *Epischura lacustris*, L. a = *Leptodiaptomus ashlandi*, L. m = *Limnocalanus macrurus*, D. b. t = *Diacyclops bicuspidatus thomasi*, M. e = *Mesocyclops edax* and O. m = *Osmerus mordax*.

### 3.5.3 Trophic level

Trophic levels differed between taxa at each station and for each sampling period (ANOVA, Station East, May–July:  $F_{13,72} = 57.89$ ,  $p < 0.0001$  and August–October:  $F_{4,27} = 56.27$ ,  $p < 0.0001$ ; Station West, May–July:  $F_{10,76} = 40.85$ ,  $p < 0.0001$  and August–October:  $F_{8,44} = 38.12$ ,  $p < 0.0001$ ). Trophic levels were higher for *H. gibberum*, *E. lacustris* and the late copepodite stage of *L. ashlandi* from August to October (*t*-tests  $p < 0.001$  and  $p < 0.01$  for calanoids) at Station East (Table 4.2). *H. gibberum*, *E. lacustris* and *L. macrurus* had higher trophic levels from August to October (*t*-tests  $p < 0.001$ ,  $p < 0.01$  and  $p < 0.0001$  respectively) at Station West.



Table 3.2. Average trophic levels ( $\pm$  SD) of cladocerans, copepods and fish larvae at each station during the periods of May–July and August–October. Letters beside the calculated trophic level indicate results of post hoc Tukey tests. Species sharing the same letter have trophic levels that are not significantly different.

	Station East				Station West			
Species	May–July		August–October		May–July		August–October	
<b>Cladocera</b>								
<i>Bosmina</i> sp.	2.00 ± 0.18	a	2.00 ± 0.38	a	2.00 ± 0.10	a	2.00 ± 0.02	a
<i>Daphnia</i> spp.	2.19 ± 0.13	a,b	-		2.25 ± 0.36	a,b	2.50 ± 0.30	a,b
<i>H. gibberum</i>	2.37 ± 0.10	a,b,c	2.74 ± 0.22	b	2.40 ± 0.19	a,b	2.91 ± 0.28	b,c
<i>L. kindtii</i>	3.32 ± 0.20	d,e	3.38 ± 0.20	c	3.33 ± 0.20	d	3.67 ± 0.36	d
<b>Calanoida</b>								
Early calanoid	2.69 ± 0.06	b,c	-		3.17 ± 0.78	c,d	3.12 ± 0.04	b,c,d
<i>E. lacustris</i>	3.32 ± 0.34	d,e	3.76 ± 0.17	d	3.32 ± 0.14	d	3.79 ± 0.38	d
<i>L. ashlandi</i> Late	2.87 ± 0.18	c,d	3.50 ± 0.02	c,d	-		3.82 ± 0.09	d
<i>L. ashlandi</i>	3.52 ± 0.24	e,f	-		3.40 ± 0.31	d	3.41 ± 0.27	c,d
<i>L. macrurus</i>	3.86 ± 0.43	f,g	-		3.57 ± 0.32	d	5.14 ± 0.01	e
<b>Cyclopoida</b>								
Early cyclopoid	2.82 ± 0.07	c	-		2.73 ± 0.04	b,c	-	
<i>C. scutifer</i>	4.15 ± 0.01	g	-		-		-	
<i>D. b. thomasi</i>	3.55 ± 0.33	e,f	-		3.28 ± 0.24	d	-	
<i>M. edax</i>	3.95 ± 0.12	f,g	-		3.51 ± 0.00		-	
<b>Fish larva</b>								
<i>O. mordax</i>	4.14 ± 0.28	g	-		4.24 ± 0.07	e	-	

### 3.5.4 Potential food sources and dietary contribution

With mean carbon signatures varying between -31.02 and -28.25‰ (Fig. 3.3a and 3.4a) and sharing the same trophic position (Table 3.2), *D. bicuspidatus thomasi*, *L. ashlandi*, *E. lacustris* and *L. kindtii* likely had the same food sources such as early cyclopoids, calanoids or cladocerans characterized by lower  $\delta^{15}\text{N}$  signatures for May–July (Fig. 3.3c and 3.4c). The variability of the  $\delta^{13}\text{C}$  signatures of *D. bicuspidatus thomasi* and *L. kindtii* during this period indicated the presence of food sources enriched in carbon in their diet in contrast to the other zooplankton taxa except *L. macrurus* at Station West. By having the highest  $\delta^{15}\text{N}$  (Fig. 3.3c and 3.4c), potential food sources of *O. mordax* are likely be *Bosmina* sp., *D. bicuspidatus thomasi*, *L. ashlandi*, early cyclopoids and calanoids. Its carbon signal encompassed most zooplankton species at Station East during the May–July period and potential food sources were not easily distinguished (Fig. 3.3a). From August–October, carbon signatures of *L. ashlandi*, *E. lacustris* and *L. kindtii* ranged from -32.10 to -30.98‰ and from -31.94 to -29.29‰ at stations East and West, respectively. These values correspond to food sources such as early calanoids and *Bosmina* sp. (Fig. 3.3b and 3.4b).

The mixing model confirmed the importance of POM 75–250  $\mu\text{m}$  and early cyclopoid stages as food sources for *D. bicuspidatus thomasi* at both stations during the May–July period (Fig. 3.5a and b). POM 75–250  $\mu\text{m}$  contributed 22–59% and 32–67% of the diet of *D. bicuspidatus thomasi* at stations East and West, respectively. Early cyclopoid stages represented 7–70% and 15–63% of its diet at stations East and West, respectively. From May to July, *L. ashlandi* derived its carbon from POM 75–250  $\mu\text{m}$  (21–50% contribution) and early cyclopoid (7.5–61%) and calanoid stages (10–48%) at Station East. Early calanoid stages dominated the diet of *L. ashlandi* at Station West by having a contribution ranging from 12 to 64% (Fig. 3.5c and d).

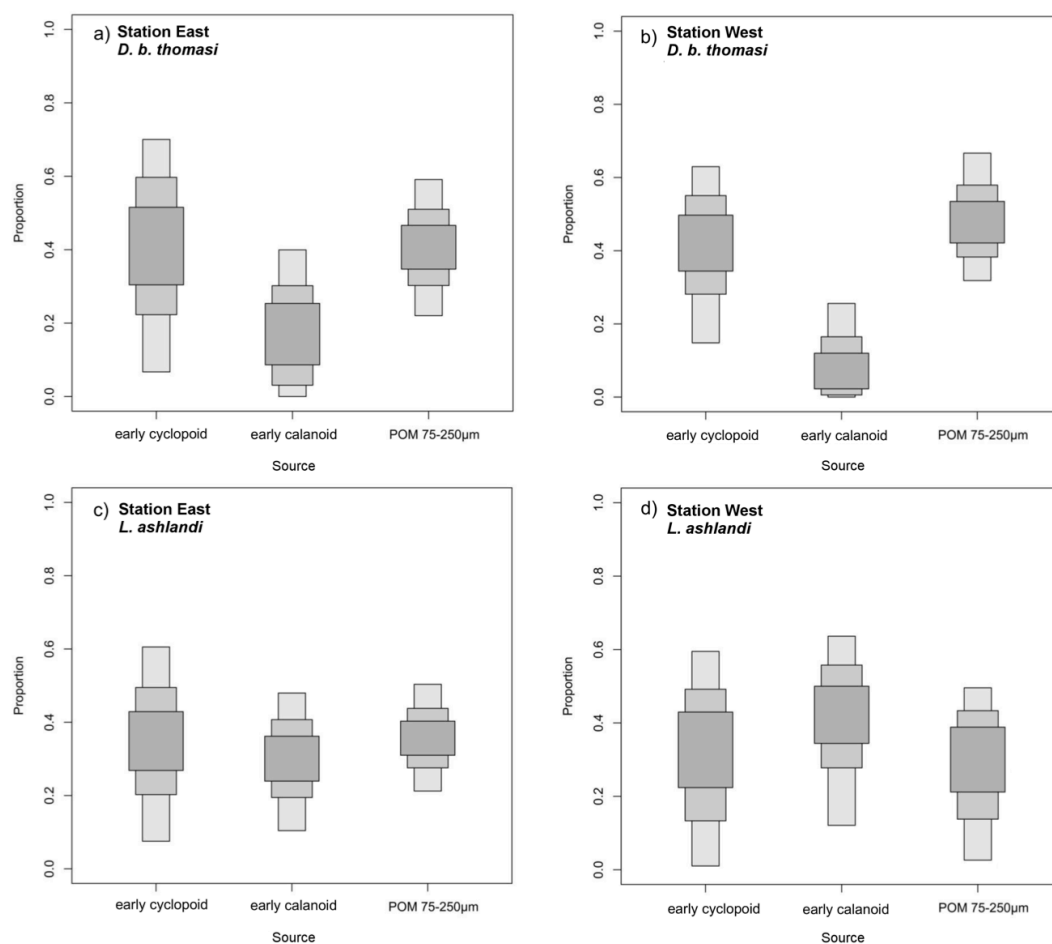


Fig. 3.5. Contribution of different food sources to the diet of the copepods *D. bicuspidatus thomasi* and *L. ashlandi* at stations East (a and c, respectively) and West (b and d, respectively) of Lake Saint-Jean from May–July. Shaded boxes, from dark to light grey, represent the 50, 75 and 95% Bayesian credibility intervals for estimates derived from SIAR. Contributions were significant when the minimal contribution was superior to 0%.

At both stations during the May–July period, *Bosmina* sp. was the most important food source of *E. lacustris*, followed by early cyclopoid stages (Fig. 3.6a and b). From August to October, *Bosmina* sp., *L. ashlandi* and early calanoid stages contributed to the diet of *E. lacustris* with contributions of 23–52%, 6–52% and 5–57%, respectively at Station West. For both stations from May–July, *L. kindtii* derived its carbon from *Bosmina* sp.. The contribution of *Bosmina* sp. increased for both stations between August–October while *L. ashlandi* also contributed 16–53% to the diet of *L. kindtii* at Station East during this time (Fig. 3.6c and d).

Finally, from May to July, *D. bicuspidatus thomasi* and *L. ashlandi* were likely the most important food sources for *O. mordax* at Station East with contributions ranging from 1 to 46% (Fig. 3.7a). At Station West, however, *D. bicuspidatus thomasi* was more important to the diet of *O. mordax* (21–65%) than was *L. ashlandi* (2–42%; Fig. 3.7b).

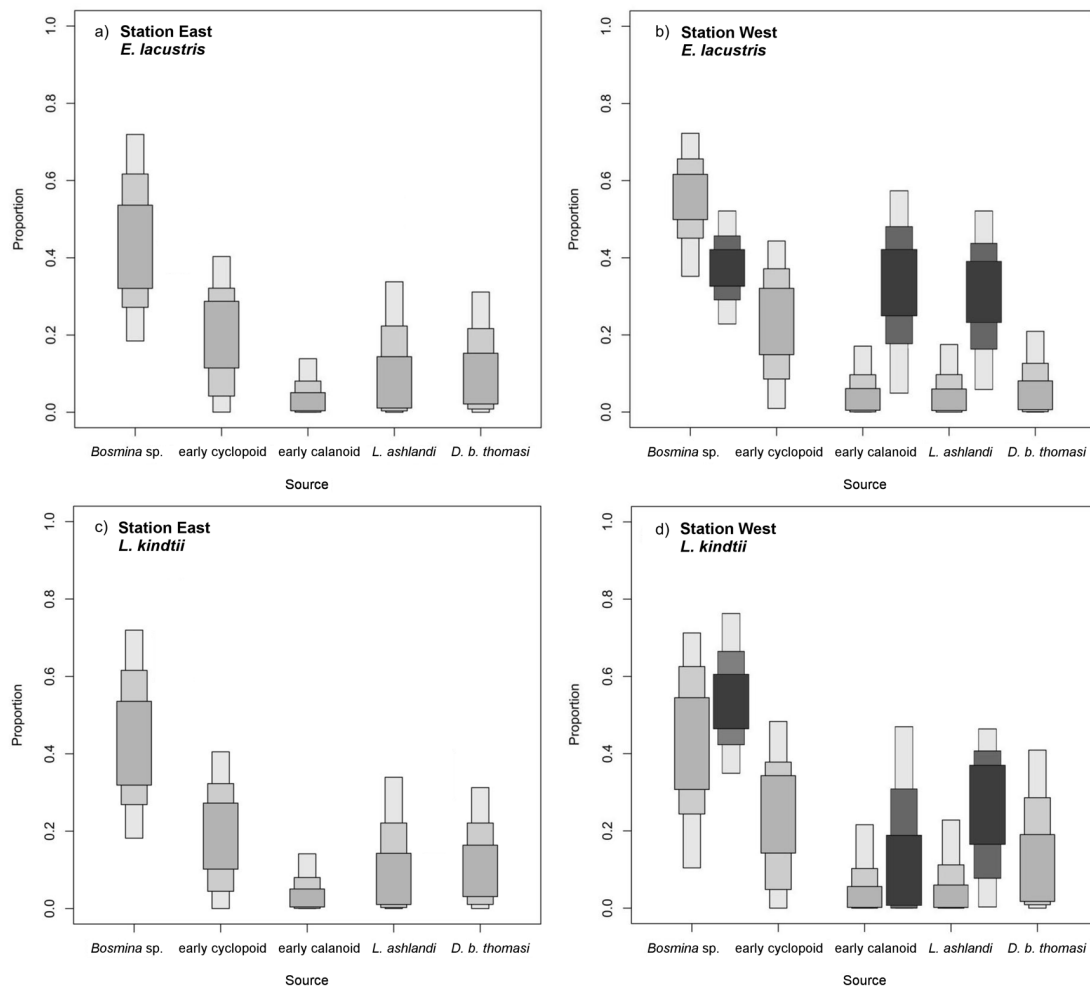


Fig. 3.6. Contribution of different food sources to the diet of copepods *E. lacustris* and cladoceran *L. kindtii* at stations East (a and c, respectively) and West (b and d, respectively) of Lake Saint-Jean from May–July (light grey scale) and August–October (dark grey scale). Shaded boxes, from dark to light grey, represent the 50, 75 and 95% Bayesian credibility intervals for estimates derived from SIAR. Contributions were significant when the minimal contribution was superior to 0%.

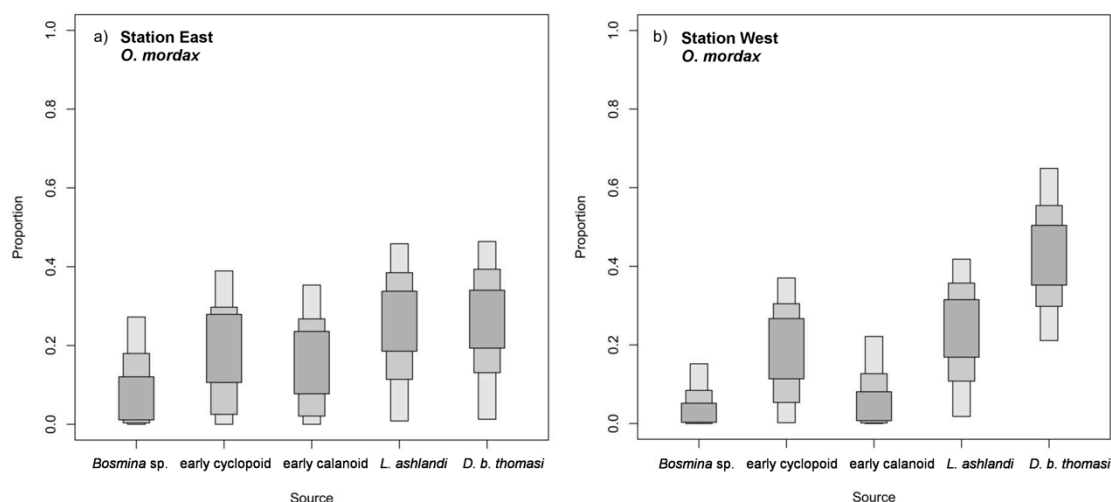


Fig. 3.7. Contribution of different food sources to the diet of fish larvae (*O. mordax*) at stations East (a) and West (b) of Lake Saint-Jean during the period of May–July. Shaded boxes, from dark to light grey, represent the 50, 75 and 95% Bayesian credibility intervals for estimates derived from SIAR. Contributions were significant when the minimal contribution was superior to 0%.

### 3.6 DISCUSSION

#### 3.6.1 Pelagic food web structure and within-lake variability

In our study, the two POM fractions were more enriched in  $\delta^{13}\text{C}$  than most zooplankton species collected at both stations. Lipid storage influences the  $\delta^{13}\text{C}$  signatures of a species as lipids are  $\delta^{13}\text{C}$ -depleted (Kling *et al.*, 1992). In this study, lipids were extracted from zooplankton and, as such, the differences in  $\delta^{13}\text{C}$  signatures between zooplankton species and POM cannot be explained by lipid storage. POM 75–250  $\mu\text{m}$  is considered to be mainly copepod nauplii, rotifers and ciliates and POM < 75  $\mu\text{m}$  is considered to be mainly composed of small ciliates, phytoplankton cells (including the inedible fraction), bacteria and detrital particles. Besides this

autochthonous component, POM fractions are also composed of allochthonous organic material. Consequently, the isotopic signature of these fractions depends on the relative importance of each of these components. The organic matter pool in oligotrophic freshwater systems is often composed of a significant amount of allochthonous material enriched in  $\delta^{13}\text{C}$  (Glaz *et al.*, 2012; Grosbois, 2017; Jones *et al.*, 1998; Karlsson *et al.*, 2003; Wilkinson *et al.*, 2013b). We observed an enrichment of the POM during the period of high phytoplankton biomass (August–October), yet this does not reflect a phytoplankton  $\delta^{13}\text{C}$  signature as phytoplankton are generally characterized by depleted  $\delta^{13}\text{C}$  values (Taipale *et al.*, 2016). For example, the average phytoplankton  $\delta^{13}\text{C}$  signature from oligotrophic lakes situated in the northern boreal ecoregion (Quebec, Canada) is estimated at  $-32.2\text{‰}$  (Marty and Planas, 2008). Moreover, the  $\delta^{13}\text{C}$  signature of *Daphnia* spp. (a non-selective herbivorous species) appears to be a good proxy for the  $\delta^{13}\text{C}$  signature of phytoplankton in the northern boreal ecoregion (Marty and Planas, 2008) and daphnids have been reported to feed on phytoplankton sources during the summer and autumn months (Galloway *et al.*, 2014; Grey *et al.*, 2001; Rautio *et al.*, 2011). Consequently, the  $\delta^{13}\text{C}$  values (close to  $-30\text{‰}$ ) of *Daphnia* spp. in LSJ were likely similar to phytoplankton values. In LSJ, the enriched carbon signatures of the two size fractions of POM and the  $\delta^{13}\text{C}$  depletion of phytoplankton (as suggested by *Bosmina* sp.) suggest a dilution of the phytoplankton isotopic signal in the POM due to allochthonous material masking the phytoplankton isotopic signal (del Giorgio and France, 1996; France, 1995; Glaz *et al.*, 2012; Grosbois, 2017).

Therefore, the  $\delta^{13}\text{C}$  signature of POM in LSJ is therefore not representative of phytoplanktonic cells but of allochthonous matter. During both sampling periods, most zooplankton species in LSJ were depleted in  $\delta^{13}\text{C}$  compared to POM with  $\delta^{13}\text{C}$  depletion more pronounced during times of high phytoplankton biomass (August–October). Such a difference ( $0.5\text{‰}$  to  $> 5\text{‰}$ ) indicates a very efficient selective feeding by zooplankton on isotopically light food sources related to autochthonous sources, as observed in other studies (del Giorgio and France, 1996; Grey *et al.*, 2001; Zigah *et al.*,

2012). However, *D. bicuspidatus thomasi*, *L. macrurus*, *L. kindtii* and *O. mordax* have  $\delta^{13}\text{C}$  signatures that overlapped those of the POM fractions. This suggests a reliance on allochthonous resources by these species during periods of low phytoplankton biomass and a transfer of allochthonous carbon toward the higher trophic levels of the food web (Berggren *et al.*, 2014; Rautio *et al.*, 2011; Wilkinson *et al.*, 2013a).

Allochthony is expressed differently throughout the seasons among calanoids and cyclopoids. Berggren *et al.* (2015a) observed that allochthonous resources sustained the calanoid community during the late winter and the cyclopoid community throughout the year, while autochthonous resources sustained the calanoid community during summer, observations which support our findings. The question of allochthony in LSJ remains open after our study, but our results provide a glimpse into the complexity of the trophic links and highlight the need to know how allochthonous resources fueled the food web in LSJ and more specifically how these resources sustained the LSJ pelagic zooplankton community throughout the seasons.

For both stations, the  $\delta^{15}\text{N}$  signatures of most individual taxa showed no change between the two sample periods. This could be due to  $\delta^{15}\text{N}$  signatures of POM fractions showing no difference between the two periods as most seasonal variation in the  $\delta^{15}\text{N}$  of zooplankton is due to the isotopic variation of the primary producers (Leggett *et al.*, 2000; Matthews and Mazumder, 2007). The lack of difference among seasons could also be caused by species assimilating either the same food sources or food sources having similar  $\delta^{15}\text{N}$  signatures across both periods. However, the  $\delta^{15}\text{N}$  signatures of *E. lacustris* and late copepodite stages of *L. ashlandi* showed seasonal heterogeneity between the two periods with a trend of enriched  $\delta^{15}\text{N}$  values during the August–October period at Station East. Enrichments of 1.6 and 2.2‰ for *E. lacustris* and *L. ashlandi*, respectively, indicate a change in diet or differences in the  $\delta^{15}\text{N}$  of food sources. Other taxa had similar  $\delta^{15}\text{N}$  signatures for both periods. The SIAR results demonstrating the contribution of different food sources to the diet of *E. lacustris* lend



support to this observation. As for late *L. ashlandi*, two different copepodite stages are present (IV and V) and the  $\delta^{15}\text{N}$  signature was probably influenced by the diet changes through the ontogenic development of copepods occurring between the two periods (Dussart and Defaye, 2001; Maly and Maly, 1974) that alters the  $\delta^{15}\text{N}$  signature of this taxa (Matthews and Mazumder, 2007; Ventura and Catalan, 2008).

A seasonal trend was observed in the  $\delta^{13}\text{C}$  signatures of most species in LSJ by having more depleted values during periods of higher phytoplankton biomass (August–October). The  $\delta^{13}\text{C}$  signature of the pelagic zooplankton community was more representative of the phytoplankton signal while the  $\delta^{13}\text{C}$  signatures of the POM fractions were typical of allochthonous matter and did not overlap with the signatures of zooplankton species during this period. Consequently, the LSJ pelagic zooplankton community was likely supported by autochthonous sources during this period (August–October) while both allochthonous and autochthonous sources likely fuelled the pelagic food web during periods of low phytoplankton biomass (May–July) as only a few species had  $\delta^{13}\text{C}$  signatures overlapping the POM fractions. Such seasonal patterns were also reported for the Loch Ness food web (Grey *et al.*, 2001) as the presence of allochthony in a lake food web, whose origin and magnitude can vary depending on the types of zooplankton groups (Berggren *et al.*, 2014; Wilkinson *et al.*, 2013a).

The  $\delta^{15}\text{N}$  signatures for some taxa were spatially heterogeneous across the lake with more enriched values at Station West compared to Station East. As POM < 75  $\mu\text{m}$  had an enriched  $\delta^{15}\text{N}$  signature at Station West, this enrichment could have been transferred within the food web and can explain the enriched values for taxa at this station. Spatial variations in  $\delta^{15}\text{N}$  signatures can have multiple origins including agriculture and sewage outflows or via river inlets that alter the nutrient contributions and influence the isotopic values (Cabana and Rasmussen, 1996; Harvey and Kitchell, 2000). However, nutrient inputs are not known for the lake and agriculture is limited to lowland areas that cover only a small percentage of the LSJ catchment area (Jones

*et al.*, 1979). As such, it is unlikely that agriculture could produce the observed spatial variations. These variations most likely result from water circulation as currents in the summer converge in an area located toward the eastern portion of the lake (Leclerc, 1985) likely enhancing differences in nutrient levels between the two stations. Spatial differences in  $\delta^{13}\text{C}$  signatures were only detected for the early copepodite stages of cyclopoids and for POM < 75  $\mu\text{m}$ , *L. ashlandi* (late stage) and *L. kindtii* in the periods of May–July and August–October, respectively. Mean  $\delta^{13}\text{C}$  values differed from 0.86 to 1.97‰. For POM < 75  $\mu\text{m}$ , this difference likely reflects a spatial variation in the phytoplankton community structure probably linked by different nutrient inputs (Rinke *et al.*, 2009). For the zooplankton, this difference reflects most likely carbon isotopic variation in POM < 75  $\mu\text{m}$  or dietary or metabolic differences between conspecifics (via difference in fractionation rates) (Gillies *et al.*, 2012) if they assimilate the same diet or have dietary differences as shown by our results for *L. kindtii*.

### 3.6.2 Omnivory in the pelagic food web

This study highlights the food web architecture in LSJ that has a trophic pattern consistent with the classic trophic differentiation calculated for different zooplankton groups (Matthews and Mazumder, 2005; Ventura and Catalan, 2008). Having the lowest  $\delta^{15}\text{N}$  signatures, cladocerans *Daphnia* spp., *Bosmina* sp. and *H. gibberum* represent the primary consumers (TL > 2). Early copepodite stages were situated in trophic levels 2 and 3, late copepodite stages were situated in trophic levels 2 and more than 3 and adults copepods were at a trophic level greater than 3. This shift in trophic level from early stages to adult stages suggests a transition from primary to secondary consumers, transition from an herbivorous diet during the early stages to an omnivorous diet in adults. As well, this trophic level shift provides evidence that omnivory was prevalent in the LSJ food web. Moreover, adult diaptomids, such as *L.*

*ashlandi*, have been often considered as being herbivorous (Kling *et al.*, 1992; Torke, 2001), but their trophic position clearly argues for an omnivorous status in LSJ similar to *D. bicuspidatus thomasi*, *E. lacustris* and the cladoceran *L. kindtii* given they shared the same trophic level ( $TL > 3$ ). Omnivory among diaptomids and copepods occurs generally through a dietary preference for ciliates, flagellates and rotifers over phytoplankton (Brandl, 2005; Bundy *et al.*, 2005; Burns and Gilbert, 1993). However, both *Daphnia* spp. and copepods can consume protozoans. Having higher  $\delta^{15}N$  signatures for adult copepods and significantly different trophic levels than herbivorous cladocerans, these copepods appear to feed higher up the food chain. Adults of *D. bicuspidatus thomasi* and *L. ashlandi*, *E. lacustris* and the cladoceran *L. kindtii* had trophic levels that were not significantly different from each other suggesting that these species fed either on the same prey or different prey but that shared similar  $\delta^{15}N$  signatures. Moreover, the proportions of prey eaten by these species could be different and preys with contrasting  $\delta^{15}N$  signatures were ingested. Finally, the tertiary consumers ( $TL > 4$ ) in the lake are *O. mordax* fish larvae and some other copepods. *E. lacustris* appears to be the only adult copepods affected by the absence of *D. bicuspidatus thomasi* in the system as its trophic levels were slightly higher during the diapause of the cyclopoid at Station West. The presence of *L. ashlandi* as a potential food sources of *E. lacustris* can explain its trophic level during this period at this station. This may also suggest that *E. lacustris* and *D. bicuspidatus thomasi* share common prey that were limiting for the calanoid when the cyclopoid was present in the food web.

### 3.6.3 Trophic links

The dietary analysis of *D. bicuspidatus thomasi* suggests that cannibalistic behaviour occurs in LSJ, as the main food sources were the early cyclopoid stages and POM 75–250  $\mu m$  containing the standing stock of the copepod nauplii, rotifers and

ciliates. Cannibalism is common for this species given the importance of cyclopoid copepodites and nauplii in its diet (McQueen, 1969; Moore, 1979). Nauplii can represent 25–45% of its gut contents and rotifers, 40–60% (Moore, 1979), corroborating our results. The cyclopoid can also strongly select rotifers and reduce ciliate abundance (Brandl, 2005; Dobberfuhl *et al.*, 1997) explaining the contribution of POM 75–250  $\mu\text{m}$  in its diet from the mixing model.

Although *L. ashlandi* is considered an herbivorous species (Infante and Edmondson, 1985), the species in LSJ fed on POM 75–250  $\mu\text{m}$ , early cyclopoids and calanoids, at least between May and July. POM, in its diet, could be attributed to rotifers or ciliates, as these organisms are known to be food sources of diaptomid copepods (Burns and Gilbert, 1993; Moore, 1979; Williamson and Butler, 1986). Nauplii have also been reported to be a potential prey for diaptomid copepods (Anderson, 1970) and to become a food source during periods of food shortage (Williamson and Vanderploeg, 1988). This matches our results as nauplii also contribute to the POM 75–250  $\mu\text{m}$  fraction. In the literature, there are no reports of either calanoid or cyclopoid copepodites in the diet of *L. ashlandi*. Nevertheless, in our study, the  $\delta^{15}\text{N}$  signature of *L. ashlandi* and the placing of this species within the same trophic levels as *D. bicuspidatus thomasi*, *E. lacustris* and *L. kindtii*—species known for their omnivorous and carnivorous feeding behaviour—support our results from the mixing model regarding the occurrence of copepodite stages in the diet of *L. ashlandi*. However, the  $\delta^{13}\text{C}$  signature of early copepodite stages can also reflect the  $\delta^{13}\text{C}$  signature of pure late nauplii as the other components in the POM 75–250  $\mu\text{m}$  fraction could have diluted the signal of nauplii. Our results are also supported by the experimental studies of Anderson (1970) who found nauplii and copepodites in the diet of other adult diaptomid species. Nevertheless, other predation experiments are needed to confirm these findings.

From May to July, *E. lacustris* fed preferentially on *Bosmina* sp. and less on early cyclopoids. Their diet shifted toward *Bosmina* sp., *L. ashlandi* and early calanoids between August and October. The seasonal patterns in crustacean zooplankton community abundance in LSJ show that the most dominant prey items from May to July were *D. bicuspidatus thomasi* and *L. ashlandi* while the calanoid and cladocerans dominated the zooplankton community from August to October (Marion *et al.*, in prep). Our results suggest a preference of *E. lacustris* for this cladoceran from May to July, consistent with observations of a selective feeding behaviour of this taxa (Chow-Fraser and Wong, 1986; Kerfoot, 1977; Wong and Sprules, 1985). Chow-Fraser and Wong (1986) revealed that copepods could represent 25% of the gut content in June, similar to our observed average contributions of early cyclopoids for both stations during the May–July period. The diet shift corroborated the higher  $\delta^{15}\text{N}$  signatures of *E. lacustris* from August to October and would likely result from seasonal change in the zooplanktonic abundance (Marion *et al.*, in prep).

Our analyses suggest that *L. kindtii* mainly fed on *Bosmina* sp. during both periods. This supports previous studies that reported *Bosmina* sp. to be one of its preferential prey items from which *L. kindtii* could affect their population dynamics (Branstrator and Lehman, 1991; McNaught *et al.*, 2004). While the contribution of *Bosmina* sp. increased during the August–October period, late stages of *L. ashlandi* were also present in the *L. kindtii* diet at Station East. Copepods have been found in the gut contents of adult *L. kindtii* (Branstrator and Lehman, 1991), which could corroborate their presence as food sources. However, in the study of Branstrator and Lehman (1991), copepods were not identified nor staged thereby limiting a comparison with our results from the mixing model.

*O. mordax* larvae fed mainly on *D. bicuspidatus thomasi* and *L. ashlandi* with a higher contribution of cyclopoids at Station West. These results were consistent with other studies on *O. mordax* that reported the importance of the cyclopoid in its diet and

that contributions of calanoid increased with ontogeny (Fortin, 2002; Siefert, 1972). Such dietary differences during the larval stage could explain the different contributions between the two stations as the samples of rainbow smelt at Station East were composed of different size-classes than those at Station West. Gut contents analyses of *O. mordax* larvae showed that cyclopoids and calanoids contributed 31–84% and 3–27%, respectively, to the diet during the larval stage (Fortin, 2002) supporting our mixing model results.

#### **3.6.4 Intraguild predation in the pelagic food web through stable isotope analysis**

Few studies have explicitly shown IGP in the plankton food web. The isotopic signatures and the food contribution in the diets of *D. bicuspidatus thomasi*, *L. ashlandi*, *E. lacustris*, *L. kindtii* and *O. mordax* suggest multiple trophic interactions and the presence of intraguild predation within the zooplankton community as both organisms are potential competitors for one or several resources. Both *D. bicuspidatus thomasi* and *L. ashlandi* fed on POM 75–250  $\mu\text{m}$ , early cyclopoids and early calanoids from May to July. Intraguild predation likely exists between these two most abundant species in LSJ. Nauplii, present in the POM 75–250  $\mu\text{m}$ , fed mostly on phytoplankton cells and bacteria while early copepodites fed on phytoplankton cells, bacteria and rotifers (Monakov, 1976; Moore, 1979). Both food sources (phytoplankton cells, bacteria and rotifers) were also resources for these adult copepods (LeBlanc *et al.*, 1997; Moore, 1979; Williamson, 1983; Williamson and Butler, 1986). By feeding on early copepodites and nauplii, *D. bicuspidatus thomasi* and *L. ashlandi* could reduce the competition pressure for food sources during a period of food shortage occurring during the May–July period in LSJ when resources are crucial for copepod reproduction and development. This was expected as both copepod populations showed density-dependent effects on mortality in their early stages (Marion *et al.*, 2016). These

predator-prey interactions also show that IGP plays an important role in maintaining the food web stability in the ecosystem. Moreover, as these two species were the dominant copepods in LSJ, early copepodites and nauplii were likely conspecifics and therefore this argues for the presence of cannibalism for these species, a common feature for species acting as intraguild predators (Sprules and Bowerman, 1988). Cannibalism on nauplii and on early copepodite stages is common for cyclopoids (McQueen, 1969; van den Bosch and Santer, 1993) but not for calanoids (Williamson and Vanderploeg, 1988). Thus, our results emphasize the need to consolidate the significant presence of cannibalism in this calanoid population. This behaviour could be interpreted as a self-regulatory mechanism necessary to maintain the existence of older stages during a period of low food availability as during the May–July period in LSJ (van den Bosch *et al.*, 1988; van den Bosch and Gabriel, 1997). Moreover, these two species are likely involved in intraguild predation with *O. mordax* as nauplii copepods are an important part of the diet of fish larvae (Fortin, 2002) and both copepods. Therefore, fish larvae could be affected by competition and could be released from competition through its copepod competitors by intraguild predation.

Intraguild predation by *E. lacustris* likely occurs in the food web during both defined periods. From May to July, the calanoid fed mainly on *Bosmina* sp. and early cyclopoid stages while the diet changed to *Bosmina* sp. and *L. ashlandi* in August to October. Such a dietary shift could be attributed to seasonal change in the zooplankton and phytoplankton communities. The feeding habits of *E. lacustris* preys suggest a consumption of same food resources as the calanoid such as flagellates, rotifers, ciliates and algae (Brandl, 2005; Burns and Gilbert, 1993; DeMott and Kerfoot, 1982; Moore, 1979). Therefore, the predation involving the calanoid and its preys could be a situation of intraguild predation. The great efficiency of *Bosmina* sp. in regard to its capacity to selectively feed on the phytoplankton community during food shortages could explain the high contributions of *Bosmina* sp. in the diet of *E. lacustris* from May to July (DeMott, 1982; DeMott, 1986) as the cladoceran is most probably in strong

competition with the calanoid population for the algal resources. Like *Bosmina* sp., *L. ashlandi* can selectively feed and probably consumes prey of the same size range as the prey of *E. lacustris* from August to October (DeMott, 1986; Vanderploeg *et al.*, 1988). Consequently, intraguild predation by *E. lacustris* releases much competition pressure by feeding on *Bosmina* sp., *L. ashlandi* and early copepods to ensure its survival and sustain its reproduction during both periods (Polis *et al.*, 1989; Schulze and Folt, 1990).

*L. kindtii* is the largest taxon among all the species of the zooplankton community. Its main prey was *Bosmina* sp., but it also fed on *L. ashlandi* at Station East during the August–October period. The presence of *L. ashlandi* could be explained by the difference of the size range of prey between juveniles and adults of *L. kindtii*. Indeed, *L. kindtii* juveniles mainly feed on cladocerans and rotifers while adults mainly feed on cladocerans and copepods (Branstrator and Lehman, 1991). From the mixing model, the occurrence of calanoid copepods likely reflects the variable *L. kindtii* stages within our samples. Intraguild predation could likely occur between *L. ashlandi* and *L. kindtii* adults as both can feed on rotifers but also on copepods and nauplii (Lunte and Luecke, 1990).

### 3.7 CONCLUSION

The isotopic signatures of zooplankton from Lake Saint-Jean show that this community was sustained by both autochthonous and allochthonous organic matter from May to July, then relied upon more autochthonous sources from August to October. Allochthony was more important for some species like *D. bicuspidatus thomasi*, *L. macrurus* and *L. kindtii* than *L. ashlandi*, *E. lacustris* and likely varied seasonally. As the allochthonous signal was transferred to rainbow smelt fish larvae by *D. bicuspidatus thomasi*, the mechanisms behind the assimilation of the allochthonous



organic matter by *D. bicuspidatus thomasi* and *L. ashlandi* in LSJ comes into question as this assimilation seems to differ according to functional groups. Calanoid and cyclopoid copepods assimilate the allochthonous organic matter by pathways associated with POM and DOM, respectively, and this involves both the microbial food web and microzooplankton (Berggren *et al.*, 2014). Insights into these different interactions would improve our understanding of the other potential food web interactions within LSJ.

The study highlighted the multiple interactions within the zooplankton community and established the existence of a complex zooplankton food web structure having both intraguild predation and cannibalism involving *D. bicuspidatus thomasi* and *L. ashlandi*, the two dominant copepods of the lake. Further studies should obtain the isotopic signature of nauplii. This signature would improve the description of nauplii feeding behaviour. As well, the use of the POM remains unclear given that it represents a mixture of different organisms. A more developed picture of the isotopic signature of nauplii would improve the assessment of the impact of *D. bicuspidatus thomasi* and *L. ashlandi* on nauplii given that they can sustain significant losses within the system. Moreover, *E. lacustris* and *L. kindtii* are not the most abundant species in the LSJ zooplankton community but they are physically larger organisms and could be considered as important intraguild predators having a marked impact on the zooplankton community as both could prey on *L. ashlandi* during periods of food shortage.

### 3.8 ACKNOWLEDGEMENTS

We are grateful to all members of the Laboratoire des sciences aquatiques (LASA) who helped with field sampling and hand picking of zooplankton species and

fish larvae. We also thank Murray Hay (Maxafeau Editing Services) and the reviewers for helpful comments to improve the original manuscript.

### **3.9 FUNDING**

This research project was supported by Natural Sciences and Engineering Research Council of Canada (NSERC) and by Corporation de LACTivité Pêche Lac-Saint-Jean.

## DISCUSSION ET CONCLUSION

### **DYNAMIQUE DU ZOOPLANCTON DU LAC SAINT-JEAN**

L'étude présentée dans cette thèse est la première à s'intéresser à la production secondaire du lac Saint-Jean, un réservoir oligotrophe du Bouclier boréal canadien et plus particulièrement à la dynamique des populations de crustacés zooplanctoniques de ce réservoir. L'activité économique majeure de ce réservoir est la pêche sportive à la ouananiche, à la lotte et au doré jaune qui constitue une ressource économique importante pour la région Saguenay-Lac-Saint-Jean. Les objectifs de l'étude étaient de définir la dynamique du zooplancton du lac et d'identifier les différents facteurs environnementaux interagissant sur cette dynamique. L'étude a identifié les espèces dominantes du lac Saint-Jean et a ensuite déterminé les facteurs environnementaux abiotiques et biotiques contrôlant la dynamique de population des deux espèces dominantes de ce réservoir. Les interactions trophiques complexes (prédation extra et intragilde, compétition), la ressource algale ainsi que la prédation des jeunes larves d'éperlan arc-en-ciel semblent concourir à la régulation de la dynamique du zooplancton au lac Saint-Jean.

### **La communauté de crustacés zooplanctoniques du lac**

Les communautés de crustacés zooplanctoniques en Amérique du Nord et au Canada ont depuis longtemps été étudiées, des grands aux petits lacs, des lacs avec poissons et sans poisson (Anas *et al.*, 2015; Barbiero *et al.*, 2005; Davis, 1969; Drouin *et al.*, 2009; Krieger and Klarer, 1991; Patalas, 1969; Patalas, 1972; Pinel-Alloul *et al.*, 2013; Rudstam *et al.*, 2014; Watson, 1974). Les communautés zooplanctoniques sont

des organismes clés pour les poissons, et malgré l'importance de la pêche sportive et son impact sur l'économie de la région, les communautés de crustacés zooplanctoniques du lac Saint-Jean ainsi que son réseau trophique n'ont jamais été étudiés. Le premier chapitre de cette thèse représente ainsi la première étude décrivant la dynamique de cette communauté de crustacés zooplanctoniques. Cette communauté est dominée par deux espèces, un copépode cyclopoïde *Diacyclops bicuspidatus thomasi* et un copépode calanoïde *Leptodiatomus ashlandi*, suivi par les cladocères *Bosmina* sp. et *Daphnia* spp. (Chapitre I). Les trois premières espèces représentent à elles seules plus de 75 % de la communauté de crustacés zooplanctoniques du lac. Elles sont dominantes dans les régions du Bouclier boréal canadien et plus particulièrement dans les régions subarctiques (Pinel-Alloul *et al.*, 1979; Sprules, 1977). Alors que *D. bicuspidatus thomasi* et *Bosmina* sp. sont des espèces ubiquistes dans ces régions, le calanoïde *L. ashlandi* est une espèce plus commune des lacs profonds et oligotrophes (Pace, 1986; Patalas, 1972).

### **Saisonnalité de la communauté de crustacés zooplanctoniques**

La succession saisonnière des quatre principales espèces de crustacés zooplanctoniques du lac Saint-Jean a montré une variation interannuelle entre les deux années d'étude (2006 et 2007) principalement due à une différence interannuelle des patrons d'abondance du copépode calanoïde *L. ashlandi* (décalage d'un mois du pic d'abondance en 2007 par rapport à 2006). Cette différence interannuelle résulte vraisemblablement de l'interaction entre la prédation des larves d'éperlan et la phénologie de la floraison phytoplanctonique. Les larves d'éperlans peuvent ingérer quotidiennement 70% de leur masse corporelle au début de l'été (Plourde *et al.*, 2012). Leurs proies préférentielles au lac Saint-Jean changent à travers leur ontogénie, de nauplii de copépodes et de copépode cyclopoïde *D. bicuspidatus thomasi* au calanoïde

*L. ashlandi* et cladocères (Fortin, 2002; Plourde, 2011). Avec une abondance de larves de l'année d'éperlan arc-en-ciel plus élevée en 2006 qu'en 2007, la pression de prédation des vertébrés est supposée être plus importante et pourrait ainsi expliquer le déclin de *L. ashlandi* à la fin juillet 2006 par rapport à 2007. En 2007, la faible pression de prédation des jeunes larves d'éperlan a pu permettre à la population du cyclopoïde *D. bicuspidatus thomasi* de dominer la communauté zooplanctonique jusqu'à la diapause du cyclopoïde. Le déclin du cyclopoïde a ensuite pu faciliter le développement de la population du calanoïde jusqu'en Octobre.

La phénologie des floraisons phytoplanctoniques fait apparaître un décalage temporel entre les deux années d'étude qui proviendrait d'une débâcle précoce du lac en 2006 (Chapitres I et II) et qui peut changer la structure du réseau trophique. Ce décalage temporel dans les floraisons printanières phytoplanctoniques a ainsi pu retarder la disponibilité en ressources phytoplanctoniques pour la communauté zooplanctonique. La composition spécifique et la structure de la communauté phytoplanctonique auraient pu être altérées affectant la pression de compétition interspécifique et intraspécifique sur la population du calanoïde (Winder *et al.*, 2012; Winder and Sommer, 2012). Le décalage temporel de la floraison printanière phytoplanctonique associé à une faible pression de prédation de jeunes éperlans a vraisemblablement affecté les interactions trophiques compétitives à l'intérieur de la communauté de crustacés zooplanctoniques en favorisant le calanoïde (Chapitre I).

Les patrons saisonniers de *Bosmina* sp. sont variables suivant les deux années avec une distribution bimodale en 2006 (pics fin juillet et mi-septembre) alors qu'un seul pic est présent à la mi-juillet 2007. Cette variabilité interannuelle résulterait d'une floraison phytoplanctonique plus précoce en 2006 comme pour le calanoïde. Elle pourrait également être liée à la variabilité interannuelle de la pression de prédation des jeunes éperlans de l'année sur *D. bicuspidatus thomasi* et *L. ashlandi*. Une forte pression de prédation des vertébrés (2006) associée à des ressources alimentaires moins

disponibles conduirait la prédation des larves sur *L. ashlandi* à diminuer la compétition interspécifique entre les calanoïdes et les cladocères à la fin de l'été. Quand la pression de prédation des vertébrés est réduite (2007), elle permettrait alors au cyclopoïde *D. bicuspidatus thomasi* de prendre pour proie la population de calanoïde et de réduire la compétition interspécifique entre le calanoïde et le cladocère jusqu'à la diapause du cyclopoïde. Ensuite, l'absence du cyclopoïde associée à une faible prédation des vertébrés semblerait avoir un impact considérable sur la compétition interspécifique entre le calanoïde et le cladocère en favorisant le développement du calanoïde. La population du cyclopoïde *D. bicuspidatus thomasi* semble avoir un rôle important dans la communauté zooplanctonique du lac Saint-Jean, de telle façon qu'il pourrait avoir un effet tampon potentiel sur la population de calanoïde quand la pression de prédation des vertébrés est faible.

### **Variabilité spatiale de la communauté de crustacés zooplanctoniques**

En plus des variations saisonnières, la communauté de crustacés zooplanctoniques du lac Saint-Jean varie également spatialement en fonction de la stratification thermique du lac. Certaines régions du lac et plus spécifiquement les régions peu profondes ne subissent pas de stratification thermique de la colonne d'eau (Leclerc, 1985). Les zones stratifiées du lac sont caractérisées par des abondances plus élevées de crustacés zooplanctoniques et du nombre d'espèces en comparaison aux zones non stratifiées. Cette différence pourrait être expliquée par la ségrégation spatiale des jeunes éperlans de l'année (Chapitre I) qui sont plus abondants dans les zones pélagiques peu profondes du lac Saint-Jean (Plourde-Lavoie and Sirois, 2017b). Des abondances élevées de jeunes éperlans de l'année associées à des faibles abondances zooplanctoniques dans les zones non stratifiées semblent illustrer une forte pression de prédation de ces vertébrés dans ces zones du lac Saint-Jean. Les résultats du Chapitre I

étaient attendus puisque l'hypolimnion créé par la thermocline est utilisé comme un refuge par les crustacés zooplanctoniques contre la prédation alors que dans les zones non stratifiées, ce refuge peut être fortement réduit voire complètement éliminé facilitant ainsi la prédation des vertébrés (Gauthier *et al.*, 2014; Gelinas and Pinel-Alloul, 2008; Lévesque *et al.*, 2010; Masson *et al.*, 2004).

Les résultats du Chapitre I ont également montré que le calanoïde *L. ashlandi* dominait la communauté de crustacés zooplanctoniques dans les deux zones pour les deux années. La distribution verticale ainsi que la migration verticale diurne des espèces zooplanctoniques associées à la présence des jeunes éperlans de l'année dans les eaux épilimnétiques (Plourde-Lavoie and Sirois, 2017b; Roseman and O'Brien, 2013) pourrait expliquer la prédominance du calanoïde dans les zones stratifiées puisque ce copépode réside dans le métalimnion jour et nuit contrairement aux autres espèces zooplanctoniques comme le cyclopoïde *D. bicuspidatus thomasi* et les cladocères qui migrent vers l'épilimnion la nuit (Bourdeau *et al.*, 2015; Nowicki *et al.*, 2017; Vanderploeg *et al.*, 2015; Watkins *et al.*, 2017).

En plus de la prédation des vertébrés, la variation spatiale dans la structure de la communauté de crustacés zooplanctoniques pourrait être également influencée par la dynamique du phytoplancton du lac. Alors que la biomasse phytoplanctonique est plus élevée dans les zones non stratifiées en 2006, l'inverse se produit en 2007. Cette différence interannuelle peut être expliquée par une différence dans la phénologie du phytoplancton entre les deux années qui influence différemment les deux zones. La dynamique du couvert de glace du lac Saint-Jean, avec un départ des glaces plus précoce en 2006 qu'en 2007, a pu altérer la dynamique du phytoplancton en changeant le commencement de la stratification thermique du lac (Adrian *et al.*, 1999; Thackeray *et al.*, 2008; Winder and Sommer, 2012). Toutefois, de telles variations interannuelles de la biomasse phytoplanctonique pour les deux zones pourraient également dépendre des interactions entre l'intensité lumineuse, la disponibilité des nutriments et également

des interactions trophiques. Selon la théorie des interactions trophiques en cascade ou un contrôle exercé par les forces descendantes, une forte pression de prédation des poissons planctivores va réduire la densité du zooplancton de grande taille, le broutage sur le phytoplancton va diminuer et la biomasse phytoplanctonique va augmenter (Carpenter *et al.*, 1985). Les résultats du Chapitre I semblent supporter cette hypothèse de la théorie des interactions trophiques en cascade. En effet, en 2006 la pression de prédation des jeunes éperlans de l'année sur *L. ashlandi* pourrait avoir diminué le broutage sur le phytoplancton en comparaison à 2007.

### **Allochtonie et omnivorie, caractéristiques du réseau trophique**

La communauté de crustacés zooplanctoniques du lac Saint-Jean fait partie d'un réseau trophique dont la source de carbone dérive de la matière organique autochtone et allochtone de mai à juillet alors que la matière organique autochtone est la principale source de carbone du réseau d'août à octobre (Chapitre III). La présence de l'allochtonie a été reportée dans les écosystèmes oligotrophes où la matière organique est composée d'une quantité significative de matière allochtone (Glaz *et al.*, 2012; Grosbois, 2017; Jones *et al.*, 1998; Karlsson *et al.*, 2003; Wilkinson *et al.*, 2013b). La dépendance aux ressources allochtones du zooplancton au lac Saint-Jean concorde avec d'autres études bien que l'importance relative des ressources allochtones pour le zooplancton pélagique varie temporellement et suivant les lacs due aux différentes stratégies alimentaires des espèces zooplanctoniques qui peuvent différer considérablement suivant les lacs (Berggren *et al.*, 2014; Rautio *et al.*, 2011; Wilkinson *et al.*, 2013a). L'allochtonie s'exprime également différemment à travers les saisons entre les populations de copépodes calanoïdes et cyclopoïdes (Berggren *et al.*, 2015a). La présence de l'allochtonie chez certaines espèces de crustacés zooplanctoniques du lac Saint-Jean telles que *D. bicuspidatus thomasi*, le cyclopoïde dominant de cette



communauté zooplanctoniques, implique que cette source de carbone est un élément important dans l'écosystème du lac lors de périodes de faible biomasse phytoplanctonique. Ce cyclopoïde étant une source de nourriture pour les larves d'éperlan arc-en-ciel (Chapitre III) et l'éperlan arc-en-ciel étant le poisson fourrage clé du lac, ce carbone allochtone va alors également alimenter les niveaux trophiques supérieurs de l'écosystème.

Le réseau trophique pélagique du lac Saint-Jean possède une architecture qui concorde avec la différenciation trophique classique des différents groupes zooplanctoniques (Matthews and Mazumder, 2005; Perga and Gerdeaux, 2006; Ventura and Catalan, 2008) (Chapitre III). L'omnivorie occupe une place prépondérante dans ce réseau trophique pélagique. Les résultats du Chapitre III ont montré un changement de niveau trophique des jeunes stades copépodites vers le stade adulte suggérant la transition de consommateurs primaires vers des consommateurs secondaires soit la transition d'une diète herbivore pendant les jeunes stades copépodites à une diète omnivore pour les adultes. Ce changement dans les niveaux trophiques fournit ainsi la preuve que l'omnivorie est prédominant dans le réseau trophique du lac Saint-Jean. De plus, les adultes de diaptomidés comme *L. ashlandi*, sont souvent considérés comme herbivores (Kling *et al.*, 1992; Torke, 2001), mais leur position trophique plaide en la faveur d'un statut omnivore au lac Saint-Jean similaire à *D. bicuspidatus thomasi*, *E. lacustris* et le cladocère *L. kindtii*. La présence de l'omnivorie dans le réseau trophique implique l'existence de liens trophiques complexes à l'intérieur de l'écosystème pélagique du lac Saint-Jean.

La présence d'omnivorie dans le réseau trophique du lac Saint-Jean implique la présence d'interactions multiples au sein de la communauté zooplanctonique et l'existence d'une structure complexe du réseau trophique zooplanctonique caractérisé à la fois par la prédation intragilde et le cannibalisme impliquant *D. bicuspidatus thomasi* et *L. ashlandi*, les deux copépodes dominants du lac (Chapitre III).

### **Mortalité stade-spécifique dans les deux populations de copépodes**

Alors que la croissance, le développement et la reproduction des copépodes occupent une partie importante de la recherche dans les écosystèmes d'eau douce (Hart and Bychek, 2011; Hart *et al.*, 1995; Havens *et al.*, 2015; Jiménez-Melero *et al.*, 2012; Santer, 1994; Twombly and Burns, 1996a; Twombly and Tisch, 2000), la mortalité reste encore peu étudiée en limnologie biologique malgré sa contribution formelle dans le contrôle de la dynamique des populations des copépodes marins (Daewel *et al.*, 2014; Eiane *et al.*, 2002; Plourde *et al.*, 2009a). La connaissance des stades de copépodes d'une population les plus enclins à subir une forte mortalité est essentielle dans la compréhension de la dynamique de cette population ainsi que la connaissance des facteurs environnementaux abiotiques et biotiques influençant cette mortalité. Les copépodes marins présentent souvent une mortalité plus élevée chez les jeunes stades (Eiane *et al.*, 2002; Hirst *et al.*, 2007; Melle *et al.*, 2014). Une mortalité plus importante a également été reportée chez les jeunes stades de certaines espèces de copépodes d'eau douce à l'aide d'approche par analyse de cohortes (analyse longitudinale) ou de modèles de simulation (Confer and Cooley, 1977; Gehrs and Robertson, 1975; Twombly, 1994; Vijverberg and Richter, 1982). Les deux principales populations de copépodes du lac Saint-Jean ne s'écartent pas de ces observations (Chapitre II). Les populations du cyclopoïde *D. bicuspidatus thomasi* et du calanoïde *L. ashlandi* présentent des patrons de mortalité stade-spécifique qui diffèrent entre les deux espèces pendant leur saison de croissance. La mortalité journalière du cyclopoïde est caractérisée par un taux de mortalité plus élevé pour la paire de stades N6–C1. Cette mortalité pendant la période de métamorphose, commune chez les copépodes d'eau douce (Twombly, 1994), est probablement due au coût énergétique pendant les changements morphologiques (Epp and Lewis, 1980). Le lac Saint-Jean étant un lac oligotrophe, la capacité des copépodes cyclopoïdes à maintenir leur métabolisme à un niveau suffisant pour leur survie peut être difficile et peut alors affecter leur vitesse de nage et de sédimentation. Les individus peuvent alors devenir plus vulnérables à la

prédation et à la compétition (Hart and Bychek, 2011; Herzig *et al.*, 1980), interactions trophiques qui peuvent devenir complexes dans le réseau trophique pélagique du lac comme le suggère les résultats du Chapitre I et III. Par ailleurs, la mortalité élevée de la paire de stades N6-C1 chez le cyclopoïde suggère que ce copépode pourrait être plus sensible aux facteurs environnementaux pendant sa transition morphologique que le calanoïde. La mortalité journalière du calanoïde, quant à elle, est caractérisée par des taux de mortalité élevés pour les stades naupliens ainsi que pour la paire de stades C2–C3. Cette mortalité chez les jeunes copépodites de *L. ashlandi* semble s'expliquer en partie par la prédation et la compétition (Chapitre I et III).

### **Facteurs environnementaux et mortalité des jeunes stades des deux populations de copépodes**

Le contrôle de la mortalité des jeunes stades de copépodes varie suivant les deux principales espèces du lac Saint-Jean (Chapitre II). Chez le cyclopoïde, la prédation et la compétition influencent positivement la mortalité des jeunes stades contrairement à la température et à la biomasse phytoplanctonique bien que ces deux facteurs environnementaux soient connus pour affecter la dynamique de population de copépodes (Hart, 1996; Jiménez-Melero *et al.*, 2013; Seebens *et al.*, 2009). *D. bicuspidatus thomasi* est une espèce qualifiée d'eau froide et pourrait ainsi tolérer les variations de température présentes pendant sa période de croissance sans affecter la mortalité des jeunes stades comme chez le cyclopoïde *Cyclops scutifer* (Waervagen and Nilssen, 2010). L'absence d'effet de la biomasse phytoplanctonique sur ces jeunes stades suggère que ce facteur n'est pas limitant pour le développement des nauplii pendant la période de croissance de la population du cyclopoïde (Hansen and Santer, 1995; Moore, 1979).

La prédation, le cannibalisme et la compétition sont également connues pour affecter la dynamique des populations de copépodes (Peacock and Smyly, 1983; Twombly *et al.*, 2007). L'effet de la densité-dépendance des stades C4 à C6 de *D. bicuspidatus thomasi* est le seul facteur parmi ceux testés dans le Chapitre II à affecter la mortalité des jeunes stades cyclopoïdes au lac Saint-Jean. Cet effet de la densité-dépendance s'explique par le comportement cannibale du cyclopoïde présent chez les stades C4 à C6, connus pour être des prédateurs se nourrissant de copépodites et de nauplii (McQueen, 1969; Moore, 1979). L'analyse isotopique de sources potentielles de nourriture pour les adultes *D. bicuspidatus thomasi* présentée dans le Chapitre III atteste de la présence de cannibalisme pour cette espèce au lac Saint-Jean. Les résultats du Chapitre II ont montré que la présence de densité-dépendance est liée à la limitation en nourriture dans le système. En 2006, année caractérisée par une faible biomasse phytoplanctonique pendant la période de croissance du cyclopoïde, l'effet de la densité-dépendance semble avoir été amplifié et le cannibalisme a pu fournir une source de nourriture secondaire pendant les périodes de pénurie de nourriture pour les femelles (Hansen and Santer, 1995; van den Bosch and Santer, 1993). En 2007, une floraison algale est présente pendant la période de croissance du cyclopoïde et l'effet de la densité-dépendance est absent supportant notre hypothèse de densité-dépendance due à une limitation en nourriture pour le cyclopoïde (Anderson, 1970; Gabriel, 1985).

Contrairement à *D. bicuspidatus thomasi*, la mortalité des jeunes stades de *L. ashlandi* est affectée positivement par la température lors la période de croissance de l'espèce pendant les deux années (Chapitre II). La température agissant sur le métabolisme des copépodes (Hart and Bychek, 2011), les températures élevées pendant la période de croissance du calanoïde pourraient augmenter la production de jeunes stades dans le système qui coïnciderait avec la présence de prédateurs et de compétiteurs inter- et intra-spécifiques (Chapitre I et II).

En plus de la température, la mortalité des jeunes stades calanoïdes est également contrôlée par la densité-dépendance. Cet effet de la densité dépendance peut résulter des processus de compétition et de prédation. Les nauplii commençant vraisemblablement une alimentation exogène à partir du stade N3 (Tóth and Kato, 1996), la mortalité observée pour la paire de stade Œufs-N3 du calanoïde dans le Chapitre II pourrait ainsi résulter d'une compétition avec les stades C4 à C6 de *L. ashlandi* pour des sources communes de nourriture. Certaines espèces de diaptomidés possèdent un comportement prédateur (Anderson, 1970). Par conséquent, l'effet de la densité-dépendance pourrait également être expliqué par un cannibalisme actif des stades C4 à C6 de *L. ashlandi* envers les jeunes stades pour une ressource alimentaire commune. Les résultats observés au Chapitre III confirment la présence de cannibalisme (prédation intragilde intraspécifique) chez les adultes *L. ashlandi* ainsi que leur comportement omnivore. Toutefois, l'effet de la densité dépendance diffère entre les deux années d'étude. Tout d'abord, une différence interannuelle dans l'effet de la densité-dépendance du calanoïde est observée dans le Chapitre II. Cette différence interannuelle pourrait être liée à la capacité de *Leptodiatomus* sp. à exploiter d'autres ressources alimentaires comme le microzooplancton (Bundy *et al.*, 2005) contenu dans la fraction 75–250 µm de la matière organique particulaire, observé dans le Chapitre III. De plus, la mortalité chez les jeunes stades calanoïdes est également liée à la prédation des stades C4–C6 du cyclopoïde *D. bicuspidatus thomasi* en 2006, ce qui suggère une prédation active par cette espèce dominante sur les nauplii calanoïdes (McQueen, 1969; Moore, 1979) tel qu'observé dans le Chapitre III. Enfin, l'effet de la densité dépendance des deux principaux cladocères du lac Saint-Jean *Bosmina* sp. et *Daphnia* spp. (Chapitre I) sur la mortalité de la paire de stade Œufs-N3 est absent en 2007. Cette absence pourrait être expliquée par l'efficacité de *Bosmina* sp. à pouvoir changer de sources de nourriture et à exploiter d'autres ressources, lui permettant ainsi d'éviter une compétition interspécifique avec les nauplii calanoïdes (DeMott, 1982). Toutefois, l'effet de la densité dépendance provenant de ce cladocère est présent en 2006 et serait vraisemblablement due à la floraison printanière phytoplanctonique

précoce suivi par de faibles biomasses phytoplanctoniques pendant la période de croissance de *L. ashlandi*. Durant cette période, *Bosmina* sp. pourrait alors être incapable de changer de source de nourriture et être forcé d'utiliser la même source de nourriture que les nauplii calanoïdes. Toutefois, la variabilité interannuelle de l'effet de la densité dépendance provenant de ce cladocère sur les jeunes calanoïdes peut également être lié à la variabilité interannuelle de la pression de prédation des jeunes de l'année d'éperlans arc-en-ciel du lac sur le cyclopoïde et la calanoïde (Chapitre I). En ce qui concerne *Daphnia* spp., cet efficace compétiteur avec les nauplii pour le phytoplancton, *L. ashlandi* pourrait progressivement l'éliminer du lac par compétition interspécifique, et par conséquent neutraliser la compétition interspécifique avec les nauplii (Hansen and Hairston, 1998; Hazelwood and Parker, 1963).

### **Contrôle du recrutement des deux populations de copépodes**

La dynamique des populations de copépodes d'écosystèmes marins et d'eau douce est contrôlée par de forces descendantes et ascendantes dont les effets peuvent être combinés (Heath *et al.*, 2008; Plourde *et al.*, 2009a; Seebens *et al.*, 2007; Twombly *et al.*, 2007). Les résultats du Chapitre II illustrent les forces qui agissent sur la dynamique de populations des deux principales espèces de copépodes du lac Saint-Jean à travers la régulation du recrutement de ces deux espèces. Le recrutement et les facteurs contrôlant le recrutement diffèrent suivant les deux populations de copépodes. Le recrutement des jeunes stades de *L. ashlandi* apparaît être plus faible que celui de *D. bicuspidatus thomasi*. Les patrons saisonniers d'abondance des stades tardifs de nauplii de cyclopoïdes coïncidant avec ceux du taux de production d'œufs de la population, le recrutement du cyclopoïde au lac Saint-Jean est donc contrôlé par la reproduction de la population pendant les deux années soit un contrôle exercé par des forces ascendantes (bottom-up control). Contrairement au cyclopoïde, le recrutement

du calanoïde est contrôlé différemment suivant les deux années. Le contrôle peut être exercé par la reproduction (forces ascendantes) et la mortalité (forces descendantes). À l'été 2006 et en 2007, le recrutement était contrôlé par la reproduction. De forts taux de production d'œufs de la population résultaient en une augmentation du taux de recrutement des jeunes stades de nauplii et de fortes abondances des stades tardifs de nauplii alors que la survie des jeunes stades était faible. En revanche, à l'automne 2006, la mortalité contrôlait le recrutement de la population du calanoïde. Un fort taux de recrutement des jeunes stades de nauplii et de fortes abondances des stades tardifs de nauplii étaient présents pendant une survie élevée des jeunes stades. La différence interannuelle dans le contrôle du recrutement du calanoïde du lac Saint-Jean pourrait résulter de la variabilité interannuelle de la dynamique saisonnière de la biomasse phytoplanctonique tel que suggéré dans le Chapitre II et également de la variabilité interannuelle dans la pression de prédation des jeunes éperlans de l'année observée dans le Chapitre I.

## CONCLUSION

Cette thèse est la première étude synoptique réalisée sur la dynamique du zooplancton au lac Saint-Jean. Elle est la première à décrire la dynamique de la communauté de crustacés zooplanctoniques du lac et sa composition. Elle est également la première en limnologie à utiliser une approche transversale pour analyser la démographie de deux populations de copépodes. Les éléments apportés dans le cadre de cette thèse doctorale exposent comment les facteurs environnementaux (abiotiques et biotiques) peuvent influencer la dynamique du zooplancton au lac Saint-Jean.

Les résultats de cette étude ont montré une variabilité saisonnière et spatiale dans les assemblages zooplanctoniques de la communauté. Cette hétérogénéité saisonnière et spatiale apparaît être influencée par la température, la production

primaire et la prédation des vertébrés. La dynamique saisonnière du zooplancton du lac Saint-Jean a présenté une variabilité interannuelle qui semble être liée à une production primaire précoce et à une variabilité interannuelle de la pression de prédation des jeunes larves d'éperlans arc-en-ciel. Au niveau de la dynamique des populations des deux principaux copépodes du lac, les patrons de mortalité et de recrutement diffèrent d'une espèce à l'autre, tout comme le contrôle de la mortalité des jeunes stades et du recrutement de la population de ces deux copépodes. La mortalité des jeunes stades de copépodes est influencée par la température et des facteurs de densité dépendance (compétition intra et interspécifique et cannibalisme) bien que des variations interannuelles soient présentes dues à l'influence de la production primaire probablement de la prédation de vertébrés. L'omnivorie, la prédation intragilde et l'allochtonie, composantes caractérisant le réseau trophique pélagique du lac, impliquent l'existence de liens trophiques complexes au sein de la communauté zooplanctonique et à l'intérieur de l'écosystème pélagique du lac Saint-Jean. L'ensemble de cette thèse indique que la régulation de la dynamique du zooplancton au lac Saint-Jean n'est pas simplement gouvernée par des forces ascendantes ou descendantes mais par un couplage entre des interactions complexes entre les espèces zooplanctoniques et les fluctuations de l'environnement. Par conséquent, la compréhension de la dynamique du zooplancton au lac Saint-Jean passe par l'étude des connexions entre les organismes zooplanctoniques et l'influence de l'environnement sur ces populations.

Cette étude représente une contribution importante en limnologie puisqu'elle est la seule à avoir utilisée l'approche par analyse transversale (vertical life table) pour estimer les taux stade-spécifiques de mortalité, de survie et du recrutement chez deux espèces de copépodes d'eau douce. Ces estimations ont ensuite permis d'identifier les facteurs environnementaux gouvernant ces populations. Alors que cette approche est couramment utilisée dans les analyses démographiques de populations de copépodes marins, elle n'est pas employée en limnologie. Cette étude pourrait alors devenir un



précurseur en limnologie pour utiliser plus fréquemment cette approche et ainsi améliorer les connaissances sur les populations zooplanctoniques d'eau douce ainsi que sur les facteurs environnementaux les gouvernant.

Cette étude est également la première à s'intéresser à la production secondaire du lac en décrivant la communauté de crustacés zooplanctoniques ainsi que ces variations temporelle et spatiale. Elle permettra ainsi peut-être à contribuer à la gestion des espèces aquatiques exploitées du lac Saint-Jean en apportant des connaissances nécessaires sur la production secondaire du lac, composante essentielle de l'écosystème que représente le lac Saint-Jean et source de nourriture des poissons fourrages du lac qui eux-mêmes constituent une source de nourriture indispensable aux espèces de poisson d'intérêt sportif. Indirectement, l'étude de la dynamique du zooplancton au lac Saint-Jean peut par conséquent contribuer à améliorer la qualité de la pêche sportive dont les répercussions peuvent être ressenties sur l'économie de la région.

Enfin pour conclure, cette thèse pourrait servir de prémices dans la genèse du lac Saint-Jean en tant que sentinelle des impacts anthropogéniques aussi bien au niveau des impacts directs que des impacts indirects liés au réchauffement climatique (Adrian *et al.*, 2016; Adrian *et al.*, 2009). Cette étude a donné un aperçu de la réponse du lac à l'impact d'une débâcle précoce sur la production primaire et sur la production secondaire ainsi que sur les forces environnementales gouvernant les communautés zooplanctoniques. Cet aperçu vient renforcer tout le potentiel de ce projet. Un monitoring pourrait ainsi être créé pour différentes variables physico-chimiques (température, P, N, ...) et biologiques (Chl *a*, changement dans les communautés phytoplanctoniques et zooplanctoniques, ...) pour suivre l'évolution de ces variations interannuelles. Ces données pourraient ensuite être intégrées dans des modèles de prédiction pour suivre l'impact du réchauffement climatiques sur l'écosystème du lac.

## **PERSPECTIVES DE RECHERCHE**

Cette thèse doctorale s'est intéressée à la dynamique du zooplancton au lac Saint-Jean, un réservoir boréal oligotrophe de la région Saguenay-Lac-Saint-Jean. L'étude de la dynamique de la structure des communautés de crustacés zooplanctoniques a mis en évidence la domination de deux espèces de copépodes dans cette communauté (Chapitre I) conduisant cette thèse à se concentrer sur ces deux organismes, connaissant de plus leur importance dans la diète des larves d'éperlan arc-en-ciel, poisson fourrage clé du lac. Les résultats obtenus au cours de cette étude font ressortir plusieurs perspectives de recherche qui pourraient faire directement suite à cette thèse. Toutefois, les axes de recherche proposés ci-dessous ne sont pas exhaustifs car une multitude d'études pourrait voir le jour, l'écosystème que propose le lac Saint-Jean restant encore un vaste sujet à explorer tant sur la faune pélagique que benthique ainsi que sur la faune ichthyenne.

### **Temps de développement ontogénique et production d'œufs**

Lors de l'étude démographique des deux principales espèces de copépodes du lac (Chapitre II), l'approche par analyse transversale permettant l'estimation des taux stade-spécifiques de mortalité, puis ensuite des taux de survie et de recrutement, requiert les temps de développement de tous les stades ontogéniques des copépodes ainsi que la production d'œufs par femelle. Au cours de ce étude, l'acquisition de telles variables a été essentielle pour évaluer rigoureusement ces différents taux. La littérature a fourni les éléments capables d'obtenir ces variables même si elles n'étaient pas intrinsèques au lac ni aux deux espèces dominantes de copépodes du lac pour la plupart. Toutefois, elles s'apparentaient le plus possible à ces deux espèces pour obtenir des résultats cohérents à notre système d'étude. Les études sur les temps de développement des copépodes et la production d'œufs par femelle est très restreinte en

limnologie et plus spécifiquement en limnologie des écosystèmes boréaux comparée à l'océanographie. Pour une même espèce, le temps de développement embryonnaire peut différer suivant les lacs étudiés (Cooley and Minns, 1978). De ce fait, avec l'importance des temps de développement et de la fécondité dans les études de la dynamique de population de copépodes et de la production secondaire, il semblerait opportun d'évaluer les temps de développement ontogénique ainsi que la production d'œufs pour *D. bicuspidatus thomasi* et *L. ashlandi*, les deux principales espèces de copépodes du lac Saint-Jean. Cette étude pourrait être réalisée par une approche expérimentale en laboratoire qui devrait prendre en considération à la fois l'influence thermique et nutritive du lac compte tenu de l'importance de ces deux facteurs environnementaux sur ces variables (Jiménez-Melero *et al.*, 2012; Jiménez-Melero *et al.*, 2005; Liu *et al.*, 2015). L'effet d'un gradient thermique et nutritif sur les temps de développement et sur la production d'œufs par les femelles permettrait de prendre en compte l'effet de la variabilité saisonnière de ces deux facteurs environnementaux. De plus, cette étude contribuerait à approfondir les connaissances sur l'écologie des copépodes de lacs boréaux (seuil de tolérance thermique et seuil nutritif), également sur *D. bicuspidatus thomasi* et *L. ashlandi*, deux espèces qui sont largement distribuées en Amérique du Nord (Barbiero *et al.*, 2014; Hann and Salki, 2017; Nowicki *et al.*, 2017; Pinel-Alloul *et al.*, 2013; Watkins *et al.*, 2017) et de manière générale sur les réponses potentielles des copépodes liées au réchauffement climatique.

### **Taux d'ingestion et impact de la prédation intragilde**

Ce travail de thèse a démontré que la mortalité des jeunes stades (Œufs–N3) des deux espèces dominantes de copépodes du lac Saint-Jean était influencée par le cannibalisme des stades tardifs de C4 à adultes (Chapitre II) et également que cette prédation intragilde intraspécifique était également exercée par ces adultes sur les

jeunes stades copépodites cyclopoïdes et calanoïdes (Chapitre III). Pour faire suite à ces résultats et améliorer notre compréhension sur la prédation intraguilde de ces deux espèces dans cet écosystème pélagique, il serait opportun de déterminer les taux d'ingestion sur les nauplii et les jeunes stades copépodites de ces deux espèces pour les trois stades considérés dans le Chapitre II soit les stades copépodites C4, C5 et adultes connus pour être des stades omnivores (Chapitre III). Une approche expérimentale en mésocosmes permettrait d'étayer si les pertes observées dans le recrutement dans ces communautés dans le Chapitre II sont dues en partie à la prédation intraguilde et de connaître l'impact de cette prédation intraguilde sur les deux principales populations de copépodes du lac Saint-Jean. Cette étude expérimentale pourrait également répondre à certaines questions dans le but de connaître plus précisément les préférences et les comportements alimentaires de ces deux copépodes. Tout d'abord, elle permettrait d'identifier l'espèce ayant le plus fort impact sur la mortalité des nauplii et des jeunes stades copépodites des deux principales populations de copépodes du lac Saint-Jean. Sachant que le cyclopoïde entre en diapause à l'été, que la phénologie du calanoïde semble varier suivant les années en fonction de la phénologie de la biomasse phytoplanctonique et de la phénologie des prédateurs vertébrés comme les jeunes éperlans de l'année et les autres poissons fourrages du lac Saint-Jean (Chapitre I) et que de plus, la présence du calanoïde peut s'étendre du printemps jusqu'au début de l'automne, il semble alors pertinent de connaître un tel impact sur ces populations. Ensuite, cette approche expérimentale permettrait également de connaître quels stades parmi les derniers stades ontogéniques sont les plus enclins à engendrer une forte mortalité sur les nauplii. Enfin, cette étude pourrait également appuyer les résultats du Chapitre III quant au comportement alimentaire du calanoïde qui est couramment défini comme herbivore (Hampton *et al.*, 2006; Torke, 2001) alors que certaines espèces de la famille des diaptomidés sont décrites comme omnivores (Brandl, 2005; Bundy *et al.*, 2005) et que son niveau trophique observé dans cette thèse (Chapitre III) soutient un comportement alimentaire omnivore. L'étude expérimentale permettrait finalement de savoir si la pression de la prédation intraguilde à l'intérieur de la

communauté zooplanctonique du lac pourrait être supérieure à la pression de prédation exercée par les vertébrés et plus spécifiquement les larves d'éperlan arc-en-ciel, comme l'a suggéré Makler-Pick *et al.* (2017). Ces résultats pourraient apporter une information notable si de futurs ensemencements sont prévus dans le lac pour contrer les fluctuations d'abondance de cette espèce fourrage clé et assurer une gestion durable des espèces de poissons pour la pêche sportive au lac Saint-Jean.

### **Allochtonie, ressources et consommateurs du réseau trophique à une échelle plus fine**

Les résultats du Chapitre III ont mis en évidence que le réseau trophique pélagique du lac Saint-Jean était supporté par la présence de matière organique autochtone et allochtone. Certaines espèces de crustacés zooplanctoniques présentées dans cette thèse possèdent des signatures isotopiques en carbone caractéristiques de l'assimilation sélective de carbone allochtone. Cette assimilation de la matière organique terrestre semble se transmettre vers les niveaux trophiques supérieurs (Tanentzap *et al.*, 2014). Les résultats du Chapitre III montrent que cette signature allochtone peut être également présente chez les larves d'éperlan arc-en-ciel, poisson fourrage clé du lac. L'importance de la présence de carbone allochtone varie suivant les lacs, suivant les saisons, suivant les espèces zooplanctoniques et son mode d'intégration apparaît également différer suivant les organismes (Berggren *et al.*, 2015a; Berggren *et al.*, 2010; Cole *et al.*, 2011; Emery *et al.*, 2015; Hiltunen *et al.*, 2017; Solomon *et al.*, 2011; Vlah *et al.*, 2017). Le carbone allochtone peut être intégré soit directement à partir de la matière organique particulaire allochtone soit indirectement à partir des protozoaires et de la chaîne microbienne présents dans la matière organique dissoute (Berggren *et al.*, 2014). Alors que le réseau trophique pélagique du lac Saint-Jean suggère une contribution de la matière allochtone qui varie

temporellement, il pourrait être intéressant de pouvoir estimer temporellement la part allouée au carbone autochtone et allochtone chez ces copépodes, leurs prédateurs et leurs ressources (Emery *et al.*, 2015; Wilkinson *et al.*, 2013a). De plus, la présence de l'omnivorie et de la prédation intragilde chez certaines espèces zooplanctoniques dont les deux principales espèces de copépodes du lac Saint-Jean engendrent des interactions trophiques complexes dans la communauté zooplanctonique du lac. La simple utilisation des isotopes stables de carbone et d'azote n'apparaît pas toujours suffisante pour révéler cette complexité dans ce réseau trophique. Une étude pourrait ainsi compléter cette thèse en étant basée sur l'utilisation de l'isotope stable  $\delta^2\text{H}$  (marqueurs permettant de quantifier la contribution de la matière allochtone) couplée à l'utilisation des acides gras, robustes traceurs trophiques permettant l'exploration des contributions alimentaires à une échelle plus fine que les isotopes stables en étant plus spécifiques à la source alimentaire que l'abondance isotopique  $\delta^{13}\text{C}$  (Emery *et al.*, 2015; Hondula *et al.*, 2014; Nielsen *et al.*, 2017; Taipale *et al.*, 2015; Taipale *et al.*, 2016; Vander Zanden *et al.*, 2016; Vlah *et al.*, 2017; Wilkinson *et al.*, 2015). En incorporant ces traceurs dans un modèle de mélange, cette étude permettrait de contraster les différents apports en carbone dans la diète de ces organismes zooplanctoniques à partir de différentes sources alimentaires telles que bactéries, groupes algaux, nauplii (Galloway *et al.*, 2015; Galloway *et al.*, 2014). Cette étude permettrait d'identifier plus précisément les différentes sources à l'origine de la prédation intragilde, également d'apporter des éléments complémentaires sur le cannibalisme des nauplii de copépodes du lac (Chapitre II et III) et enfin d'approfondir et d'améliorer les connaissances sur le comportement alimentaire opportuniste de *D. bicuspidatus thomasi* et de *L. ashlandi* ainsi que sur l'écologie du zooplancton des lacs boréaux.

### Réurrence et série temporelle à long terme

Dans les Chapitres I et II, les résultats ont fait apparaître des variations interannuelles dans la communauté zooplanctonique ainsi que dans les forces environnementales gouvernant la communauté du calanoïde *L. ashlandi*. La variabilité interannuelle peut être cyclique et pour pouvoir observer des récurrences, des séries temporelles sont alors nécessaires sur le long terme (Kerimoglu *et al.*, 2012; Winder and Jassby, 2011; Winder *et al.*, 2009). Ces résultats étant basés sur deux années consécutives, la récurrence de cette variabilité n'est pas visible et il est par conséquent difficile de savoir si ces variations interannuelles sont exceptionnelles ou le fait d'une débâcle précoce du lac ayant entraîné un changement de la phénologie phytoplanctonique. Cette variabilité interannuelle dans la phénologie du phytoplancton montre la nécessité d'un monitoring à long terme du phytoplancton ainsi que du zooplancton. Il serait intéressant et pertinent d'étudier la dynamique du zooplancton du lac Saint-Jean avec une série temporelle longue de plusieurs années pour ainsi déterminer si la variabilité interannuelle dans la phénologie des copépodes et dans la dynamique de leurs populations serait due aux effets directs d'un réchauffement climatique et/ou à des effets indirects d'une altération des forces ascendantes et descendantes sur ces populations engendrée par le réchauffement climatique (Kvile *et al.*, 2016; Thackeray, 2012; Thackeray *et al.*, 2016; Vadadi-Fülöp and Hufnagel, 2014; Velthuis *et al.*, 2017; Weydmann *et al.*, 2018). De telles séries temporelles seraient également utiles pour prévoir et évaluer sur le long terme l'effet du réchauffement climatique sur les populations zooplanctoniques (Carter *et al.*, 2017) comme celles du lac Saint-Jean ainsi que sur sa production secondaire et l'écosystème qu'elle supporte.

Parallèlement à une série temporelle plus longue, la période d'échantillonnage pourrait également s'étendre sur une année entière ou du moins se prolonger en hiver. Les résultats du Chapitre I et II ont montré une légère augmentation dans le patron saisonnier d'abondance de *L. ashlandi* et dans la production d'œufs de *D. bicuspidatus*

*thomasi* en octobre. La présence de ce calanoïde pendant l'hiver a déjà été reportée au lac Washington ainsi que dans des régions subarctiques (Comita and Anderson, 1959; Moore, 1979; Winder *et al.*, 2009) tout comme le cyclopoïde présent tard à l'automne et en hiver au lac Erié (Andrews, 1953; Watson, 1976). La présence de convection sous la couverture de glace jouant un rôle important dans le transport de l'oxygène dissous, le maintien de populations zooplanctoniques pendant l'hiver avec certaines espèces ayant une abondance plus importante en hiver et une reproduction plus active à la fin de la période hivernale, l'importance de l'accumulation de lipides algaux tard à l'automne et au début de l'hiver servant de réserves pour la reproduction et la survie des copépodes et des cladocères, sont autant d'éléments incisifs qui illustrent la portée majeure de l'étude de la saison hivernale pour mieux comprendre l'écologie des communautés zooplanctoniques printanière et estivale du lac Saint-Jean (Grosbois *et al.*, 2017; Grosbois and Rautio, 2017; Hampton *et al.*, 2017; Mariash *et al.*, 2017; Rautio *et al.*, 2000; Schneider *et al.*, 2017; Yang *et al.*, 2017). La présence d'organismes zooplanctoniques pendant les périodes automnale et hivernale pourrait alimenter les invertébrés et les poissons fourrages clés du lac Saint-Jean. L'extension de l'échantillonnage pendant ces périodes pourrait ainsi participer à une meilleure gestion des poissons fourrages clés du lac Saint-Jean dont certaines espèces comme la perchaude et le grand brochet se reproduisent au moment de la débâcle du lac (Plourde-Lavoie *et al.*, 2018; 2016a; 2017a) et pourraient alors compléter leur diète avec ces organismes pour assurer leur reproduction et/ou maintenir leurs besoins physiologiques (Eloranta *et al.*, 2013).

L'allongement de la période d'échantillonnage permettrait également de voir si les organismes zooplanctoniques tels que les principaux copépodes et cladocères du lac Saint-Jean utilisent ou non des ressources allochtones comme sources alternatives de nourriture pendant l'automne et l'hiver (Berggren *et al.*, 2015a; Tanentzap *et al.*, 2017) et si l'utilisation de ces ressources allochtones pendant ces périodes assurent ou non



des réserves pour leur reproduction et leur métabolisme (Grosbois *et al.*, 2017; Schneider *et al.*, 2017).

## BIBLIOGRAPHIE

- Abdullahi, B. A. (1990) The effect of temperature on reproduction in three species of cyclopoid copepods. *Hydrobiologia*, 196, 101-109.
- Addicott, J. F. (1974) Predation and prey community structure: an experimental study of effect of mosquito larvae on protozoan communities of pitcher plants. *Ecology*, 55, 475-492.
- Adrian, R. (1987) Viability of phytoplankton in fecal pellets of two cyclopoid copepods. *Arch. Hydrobiol.*, 110, 321-330.
- Adrian, R. (1997) Calanoid–cyclopoid interactions: evidence from an 11-year field study in a eutrophic lake. *Freshw. Biol.*, 38, 315-325.
- Adrian, R., Hessen, D. O., Blenckner, T., *et al.* (2016) Environmental Impacts—Lake Ecosystems. In Quante, M. and Colijn, F. (eds) *North Sea Region Climate Change Assessment. Regional Climate Studies*. Springer, pp. 315-340.
- Adrian, R., O'Reilly, C. M., Zagarese, H., *et al.* (2009) Lakes as sentinels of climate change. *Limnol. Oceanogr.*, 54, 2283-2297.
- Adrian, R. and Schneider-Olt, B. (1999) Top-down effects of crustacean zooplankton on pelagic microorganisms in a mesotrophic lake. *J. Plankton Res.*, 21, 2175-2190.
- Adrian, R., Walz, N., Hintze, T., *et al.* (1999) Effects of ice duration on plankton succession during spring in a shallow polymictic lake. *Freshw. Biol.*, 41, 621-632.
- Adrian, R., Wilhelm, S. and Gerten, D. (2006) Life-history traits of lake plankton species may govern their phenological response to climate warming. *Glob. Change Biol.*, 12, 652-661.
- Agasild, H. and Nøges, T. (2005) Cladoceran and rotifer grazing on bacteria and phytoplankton in two shallow eutrophic lakes: in situ measurement with fluorescent microspheres. *J. Plankton Res.*, 27, 1155-1174.
- Aksnes, D. L., Miller, C. B., Ohman, M. D., *et al.* (1997) Estimation techniques used in studies of copepod population dynamics – A review of underlying assumptions. *Sarsia*, 82, 279-296.
- Aksnes, D. L. and Ohman, M. D. (1996) A vertical life table approach to zooplankton mortality estimation. *Limnol. Oceanogr.*, 41, 1461-1469.

- Alekseev, V. R. (2007) Diapause in crustaceans: peculiarities of induction. In Alekseev, V. R.; De Stasio, B. and Gilbert, J. J. (eds) *Diapause in aquatic invertebrates: theory and human use*. Vol. 84. Springer Netherlands, pp. 29-63.
- Anas, M. U. M., Scott, K. A. and Wissel, B. (2015) Environmental filtering of crustacean zooplankton communities in fishless boreal lakes: expectations and exceptions. *J. Plankton Res.*, 37, 75-89.
- Anderson, R. S. (1970) Predator-prey relationships and predation rates for crustacean zooplankters from some lakes in western Canada. *Can. J. Zool.*, 48, 1229-1240.
- Andrews, T. F. (1953) Seasonal variations in relative abundance of *Cyclops vernalis* Fischer, *Cyclops bicuspidatus* Claus, and *Mesocyclops leuckarti* (Claus) in western Lake Erie, from July, 1946, to May, 1948. *Ohio J. Sci.*, 51, 91-100.
- Arim, M. and Marquet, P. A. (2004) Intraguild predation: a widespread interaction related to species biology. *Ecol. Lett.*, 7, 557-564.
- Armitage, K. B. and Tash, J. C. (1967) The life cycle of *Cyclops bicuspidatus thomasi* S. A. Forbes in Leavenworth County State Lake, Kansas, U.S.A. (Copepoda). *Crustaceana*, 13, 94-102.
- Armsby, M. and Tisch, N. (2006) Intraguild predation and cannibalism in a size-structured community of marine amphipods. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 333, 286-295.
- Barbiero, R. P., Lesht, B. M. and Warren, G. J. (2014) Recent changes in the offshore crustacean zooplankton community of Lake Ontario. *J. Great Lakes Res.*, 40, 898-910.
- Barbiero, R. P., Schacht, L. L., Little, R. E., *et al.* (2005) Crustacean zooplankton communities in Lake Michigan. In Edsall, T. and Munawar, M. (eds) *State of Lake Michigan ecosystem: ecology, health and management*. Ecovision World Monograph Series. The Netherlands SBP Academic Publishing, Amsterdam, pp. 237-267.
- Barbiero, R. P. and Tuchman, M. L. (2004) Changes in the crustacean communities of Lakes Michigan, Huron, and Erie following the invasion of the predatory cladoceran *Bythotrephes longimanus*. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 61, 2111-2125.
- Basedow, S. L. and Tande, K. S. (2006) Cannibalism by female *Calanus finmarchicus* on naupliar stages. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 327, 247-255.

- Beaver, J. R. and Crisman, T. L. (1989) The role of ciliated protozoa in pelagic freshwater ecosystems. *Microb. Ecol.*, 17, 111-136.
- Becker, C., Feuchtmayr, H., Brepohl, D., *et al.* (2004) Differential impacts of copepods and cladocerans on lake seston, and resulting effects on zooplankton growth. *Hydrobiologia*, 526, 197-207.
- Beisner, B. E., Ives, A. R. and Carpenter, S. R. (2003) The effects of an exotic fish invasion on the prey communities of two lakes. *J. Anim. Ecol.*, 72, 331-342.
- Berger, S. A., Diehl, S., Stibor, H., *et al.* (2010) Water temperature and stratification depth independently shift cardinal events during plankton spring succession. *Glob. Change Biol.*, 16, 1954-1965.
- Berggren, M., Bergström, A.-K. and Karlsson, J. (2015a) Intraspecific autochthonous and allochthonous resource use by zooplankton in a humic lake during the transitions between winter, summer and fall. *PLoS One*, 10(3), e0120575.
- Berggren, M., Sponseller, R. A., Alves Soares, A. R., *et al.* (2015b) Toward an ecologically meaningful view of resource stoichiometry in DOM-dominated aquatic systems. *J. Plankton Res.*, 37, 489-499.
- Berggren, M., Ström, L., Laudon, H., *et al.* (2010) Lake secondary production fueled by rapid transfer of low molecular weight organic carbon from terrestrial sources to aquatic consumers. *Ecol. Lett.*, 13, 870-880.
- Berggren, M., Ziegler, S. E., St-Gelais, N. F., *et al.* (2014) Contrasting patterns of allochthony among three major groups of crustacean zooplankton in boreal and temperate lakes. *Ecology*, 95, 1947-1959.
- Black II, R. and Hairston Jr, N. (1988) Predator driven changes in community structure. *Oecologia*, 77, 468-479.
- Bligh, E. G. and Dyer, W. J. (1959) A rapid method of total lipid extraction and purification. *Can. J. Biochem. Phys.*, 37, 911-917.
- Blumenshine, S. C. and Hambright, H. D. (2003) Top-down control in pelagic systems: a role for invertebrate predation. *Hydrobiologia*, 491, 347-356.
- Boersma, M., Wesche, A. and Hirche, H.-J. (2014) Predation of calanoid copepods on their own and other copepods' offspring. *Mar. Biol.*, 161, 733-743.

- Bottrell, H. H. (1975) Generation time, length of life, instar duration and frequency of moulting, and their relationship to temperature in eight species of cladocera from the River Thames, reading. *Oecologia*, 19, 129-140.
- Bourdeau, P. E., Pangle, K. L. and Peacor, S. D. (2015) Factors affecting the vertical distribution of the zooplankton assemblage in Lake Michigan: The role of the invasive predator *Bythotrephes longimanus*. *J. Great Lakes Res.*, 41, Supplement 3, 115-124.
- Brandl, Z. (2005) Freshwater copepods and rotifers: predators and their prey. *Hydrobiologia*, 546, 475-489.
- Branstrator, D. K. and Lehman, J. T. (1991) Invertebrate predation in Lake Michigan: Regulation of *Bosmina longirostris* by *Leptodora kindtii*. *Limnol. Oceanogr.*, 36, 483-495.
- Brooks, J. L. and Dodson, S. I. (1965) Predation, body size, and composition of plankton. *Science*, 150, 28-35.
- Browman, H. I., Kruse, S. and O'Brien, W. J. (1989) Foraging behavior of the predaceous cladoceran, *Leptodora kindtii*, and escape responses of their prey. *J. Plankton Res.*, 11, 1075-1088.
- Bundy, M. H., Vanderploeg, H. A., Lavrentyev, P. J., *et al.* (2005) The importance of microzooplankton versus phytoplankton to copepod populations during late winter and early spring in Lake Michigan. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 62, 2371-2385.
- Bunnell, D. B., Keeler, K. M., Puchala, E. A., *et al.* (2012) Comparing seasonal dynamics of the Lake Huron zooplankton community between 1983–1984 and 2007 and revisiting the impact of *Bythotrephes* planktivory. *J. Great Lakes Res.*, 38, 451-462.
- Burian, A., Kainz, M. J., Schagerl, M., *et al.* (2014) Species - specific separation of lake plankton reveals divergent food assimilation patterns in rotifers. *Freshw. Biol.*, 59, 1257-1265.
- Burns, C. W. and Gilbert, J. J. (1993) Predation on ciliates by freshwater calanoid copepods: rates of predation and relative vulnerabilities of prey. *Freshw. Biol.*, 30, 377-393.
- Burns, C. W. and Schallenberg, M. (1996) Relative impacts of copepods, cladocerans and nutrients on the microbial food web of a mesotrophic lake. *J. Plankton Res.*, 18, 683-714.

- Burns, C. W. and Schallenberg, M. (1998) Impacts of nutrients and zooplankton on the microbial food web of an ultra-oligotrophic lake. *J. Plankton Res.*, 20, 1501-1525.
- Burns, C. W. and Schallenberg, M. (2001) Calanoid copepods versus cladocerans: consumer effects on protozoa in lakes of different trophic status. *Limnol. Oceanogr.*, 46, 1558-1565.
- Cabana, G. and Rasmussen, J. B. (1994) Modelling food chain structure and contaminant bioaccumulation using stable nitrogen isotopes. *Nature*, 372, 255-257.
- Cabana, G. and Rasmussen, J. B. (1996) Comparison of aquatic food chains using nitrogen isotopes. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 93, 10844-10847.
- Cantin, A., Beisner, B. E., Gunn, J. M., *et al.* (2011) Effects of thermocline deepening on lake plankton communities. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 68, 260-276.
- Caramujo, M. J. and Boavida, M. J. (1999) Characteristics of the reproductive cycles and development times of *Copidodiaptomus numidicus* (Copepoda: Calanoida) and *Acanthocyclops robustus* (Copepoda: Cyclopoida). *J. Plankton Res.*, 21, 1765-1778.
- Carpenter, S. R., Cole, J. J., Pace, M. L., *et al.* (2016) Response of plankton to nutrients, planktivory and terrestrial organic matter: a model analysis of whole-lake experiments. *Ecol. Lett.*, 19, 230-239.
- Carpenter, S. R., Kitchell, J. F. and Hodgson, J. R. (1985) Cascading trophic interactions and lake productivity. *BioScience*, 35, 634-639.
- Carrasco, N. K. and Perissinotto, R. (2011) The comparative diet of the dominant zooplankton species in the St Lucia Estuary, South Africa. *J. Plankton Res.*, 33, 479-490.
- Carrasco, N. K., Perissinotto, R. and Nel, H. A. (2012) Diet of selected fish species in the freshwater-deprived St Lucia Estuary, South Africa, assessed using stable isotopes. *Mar. Biol. Res.*, 8, 701-714.
- Carrick, H. J., Fahnenstiel, G. L., Stoermer, E. F., *et al.* (1991) The importance of zooplankton-protozoan trophic couplings in Lake Michigan. *Limnol. Oceanogr.*, 36, 1335-1345.

- Carter, J. L., Schindler, D. E. and Francis, T. B. (2017) Effects of climate change on zooplankton community interactions in an Alaskan lake. *Clim. Chang. Responses*, 4: 3.
- Chang, K. H. and Hanazato, T. (2004) Diel vertical migrations of invertebrate predators (*Leptodora kindtii*, *Thermocyclops taihokuensis*, and *Mesocyclops* sp.) in a shallow, eutrophic lake. *Hydrobiologia*, 528, 249-259.
- Cherel, Y., Ducatez, S., Fontaine, C., *et al.* (2008) Stable isotopes reveal the trophic position and mesopelagic fish diet of female southern elephant seals breeding on the Kerguelen Islands. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 370, 239-247.
- Chow-Fraser, P. and Wong, C. K. (1986) Dietary change during development in the freshwater calanoid copepod *Epischura lacustris* Forbes. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 43, 938-944.
- Christensen, J. T. and Richardson, K. (2008) Stable isotope evidence of long-term changes in the North Sea food web structure. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 368, 1-8.
- Clarke, K. R. and Gorley, R. N. (2006) *PRIMER v6: User Manual/Tutorial*. PRIMER-E, Plymouth, UK. pp. 190.
- Clarke, K. R. and Warwick, R. M. (2001) *Changes in marine communities: an approach to statistical analysis and interpretation*. 2nd edition. Primer-E, Ltd., Plymouth, UK, pp. 176.
- Clarke, L. R. and Bennett, D. H. (2003) Seasonal zooplankton abundance and size fluctuations across spatial scales in Lake Pend Oreille, Idaho. *J. Freshw. Ecol.*, 18, 277-290.
- Cole, J. J., Carpenter, S. R., Kitchell, J., *et al.* (2011) Strong evidence for terrestrial support of zooplankton in small lakes based on stable isotopes of carbon, nitrogen, and hydrogen. *Proc. Natl. Acad. Sci.*, 108, 1975-1980.
- Cole, J. J., Carpenter, S. R., Pace, M. L., *et al.* (2006) Differential support of lake food webs by three types of terrestrial organic carbon. *Ecol. Lett.*, 9, 558-568.
- Cole, J. J. and Solomon, C. T. (2012) Terrestrial support of zebra mussels and the Hudson River food web: A multi-isotope, Bayesian analysis. *Limnol. Oceanogr.*, 57.
- Comita, G. W. (1956) A Study of a Calanoid Copepod Population in an Arctic Lake. *Ecology*, 37, 576-591.

- Comita, G. W. and Anderson, G. C. (1959) The seasonal development of a population of *Diaptomus ashlandi* Marsh, and related phytoplankton cycles in Lake Washington. *Limnol. Oceanogr.*, 4, 37-52.
- Confer, J. L. (1971) Intrazooplankton predation by *Mesocyclops edax* at natural prey densities. *Limnol. Oceanogr.*, 16, 663-666.
- Confer, J. L. and Cooley, J. M. (1977) Copepod instar survival and predation by zooplankton. *J. Fish. Res. Board Can.*, 34, 703-706.
- Cook, K. B., Bunker, A., Hay, S., *et al.* (2007) Naupliar development times and survival of the copepods *Calanus helgolandicus* and *Calanus finmarchicus* in relation to food and temperature. *J. Plankton Res.*, 29, 757-767.
- Cooley, J. M. and Minns, C. K. (1978) Prediction of egg development times of freshwater copepods. *J. Fish. Res. Board Can.*, 35, 1322-1329.
- Corkett, C. J. (1984) Observations on development in copepods. Studies on *Copepoda* II. *Crustaceana Suppl.*, 7, 150-153.
- Crawford, K., McDonald, R. A. and Bearhop, S. (2008) Applications of stable isotope techniques to the ecology of mammals. *Mammal Review*, 38, 87-107.
- Cushing, D. H. (1989) A difference in structure between ecosystems in strongly stratified waters and in those that are only weakly stratified. *J. Plankton Res.*, 11, 1-13.
- Daewel, U., Hjøllø, S. S., Huret, M., *et al.* (2014) Predation control of zooplankton dynamics: a review of observations and models. *ICES J. Mar. Sci.*, 71, 254-271.
- Dahms, H. U. (1995) Dormancy in the Copepoda—an overview. *Hydrobiologia*, 306, 199-211.
- Davis, C. C. (1969) Seasonal distribution, constitution, and abundance of zooplankton in Lake Erie. *J. Fish. Res. Board Can.*, 26, 2459-2476.
- Declerck, S., Geenens, V., Podoor, N., *et al.* (2003) Intraspecific density dependence in the dynamics of zooplankton under hypertrophic conditions. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 60, 919-928.
- del Giorgio, P. A. and France, R. L. (1996) Ecosystem-specific patterns in the relationship between zooplankton and POM or microplankton  $\delta^{13}\text{C}$ . *Limnol. Oceanogr.*, 41, 359-365.



- DeMott, W. R. (1982) Feeding selectivities and relative ingestion rates of *Daphnia* and *Bosmina*. *Limnol. Oceanogr.*, 27, 518-527.
- DeMott, W. R. (1986) The role of taste in food selection by freshwater zooplankton. *Oecologia*, 69, 334-340.
- DeMott, W. R. (1989) The role of competition in zooplankton succession. In Sommer, U. (ed) *Plankton ecology. Succession in plankton communities*. Springer Berlin Heidelberg, pp. 195-252.
- DeMott, W. R. and Kerfoot, W. C. (1982) Competition among cladocerans: nature of the interaction between *Bosmina* and *Daphnia*. *Ecology*, 63, 1949-1966.
- Denda, A., Stefanowitsch, B. and Christiansen, B. (2017) From the epipelagic zone to the abyss: Trophic positions at two seamounts in the subtropical and tropical Eastern Atlantic - Part I Zooplankton and micronekton. *Deep Sea Res. Part I Oceanogr. Res. Pap.*
- Detmer, T. M., McCutchan, J. H. and Lewis, W. M. (2017) Predator driven changes in prey size distribution stabilize secondary production in lacustrine food webs. *Limnol. Oceanogr.*, 62, 592-605.
- Diekmann, A. B. S., Peck, M. A., Holste, L., *et al.* (2009) Variation in diatom biochemical composition during a simulated bloom and its effect on copepod production. *J. Plankton Res.*, 31, 1391-1405.
- Dillon, P. J. and Rigler, F. H. (1974) Phosphorus-chlorophyll relationship in lakes. *Limnol. Oceanogr.*, 19, 767-773.
- Dobberfuhl, D. R., Miller, R. and Elser, J. J. (1997) Effects of a cyclopoid copepod (*Diacyclops thomasi*) on phytoplankton and the microbial food web. *Aquat. Microb. Ecol.*, 12, 29-37.
- Dodson, S. I. (1974) Zooplankton competition and predation: an experimental test of the size-efficiency hypothesis. *Ecology*, 55, 605-613.
- Doucett, R. R., Marks, J. C., Blinn, D. W., *et al.* (2007) Measuring terrestrial subsidies to aquatic food webs using stable isotopes of hydrogen. *Ecology*, 88, 1587-1592.
- Driscoll, Z. G., Bootsma, H. A. and Christiansen, E. (2015) Zooplankton trophic structure in Lake Michigan as revealed by stable carbon and nitrogen isotopes. *J. Great Lakes Res.*, 41, 104-114.

- Drouin, A., Sirois, P. and Archambault, P. (2009) Discriminating zooplankton communities in lakes with brook trout (*Salvelinus fontinalis*) and in fishless lakes. *Ecoscience*, 16, 271-281.
- Ducatez, S., Dalloyau, S., Richard, P., *et al.* (2008) Stable isotopes document winter trophic ecology and maternal investment of adult female southern elephant seals (*Mirounga leonina*) breeding at the Kerguelen Islands. *Mar. Biol.*, 155, 413-420.
- Dufour, K., Maps, F., Plourde, S., *et al.* (2016) Impacts of Intraguild Predation on Arctic Copepod Communities. *Front. Mar. Sci.*, 3.
- Dur, G., Jiménez-Melero, R., Beyrend-Dur, D., *et al.* (2013) Individual-based model of the phenology of egg-bearing copepods: application to *Eurytemora affinis* from the Seine estuary, France. *Ecol. Model.*, 269, 21-36.
- Dussart, B. H. and Defaye, D. (2001) Introduction to the copepoda. Second edition. In Dumont, H. J. (ed) *Guides to the identification of the microinvertebrates of the continental waters of the world*. Backhuys Publishers, Leiden, pp. 344.
- Dvoretsky, V. G. (2012) Seasonal mortality rates of *Oithona similis* (Cyclopoida) in a large Arctic fjord. *Polar. Sci.*, 6, 263-269.
- Dzierzbicka-Głowacka, L., Kalarus, M., Musialik-Koszarowska, M., *et al.* (2015) Seasonal variability in the population dynamics of the main mesozooplankton species in the Gulf of Gdańsk (southern Baltic Sea): production and mortality rates. *Oceanologia*, 57, 78-85.
- Edmondson, W. T. (1959) Fresh-water biology. 2nd edition. John Wiley & Sons, Inc., New York, pp. 1248.
- Eiane, K., Aksnes, D. L., Ohman, M. D., *et al.* (2002) Stage-specific mortality of *Calanus* spp. under different predation regimes. *Limnol. Oceanogr.*, 47, 636-645.
- Elliott, D. T. and Tang, K. W. (2011) Influence of carcass abundance on estimates of mortality and assessment of population dynamics in *Acartia tonsa*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 427, 1-12.
- Eloranta, A. P., Mariash, H. L., Rautio, M., *et al.* (2013) Lipid-rich zooplankton subsidise the winter diet of benthivorous Arctic charr (*Salvelinus alpinus*) in a subarctic lake. *Freshw. Biol.*, 58, 2541-2554.

- Elser, J. J. and Carpenter, S. R. (1988) Predation driven dynamics of zooplankton and phytoplankton communities in a whole-lake experiment. *Oecologia*, 76, 148-154.
- Elser, M. M., Vonende, C. N., Sorzano, P., *et al.* (1987) *Chaoborus* populations: response to food web manipulation and potential effects on zooplankton communities. *Can. J. Zool.-Rev. Can. Zool.*, 65, 2846-2852.
- Emery, K. A., Wilkinson, G. M., Ballard, F. G., *et al.* (2015) Use of allochthonous resources by zooplankton in reservoirs. *Hydrobiologia*, 758, 257-269.
- Enríquez-García, C., Nandini, S. and Sarma, S. S. S. (2013) Feeding behaviour of *Acanthocyclops americanus* (Marsh) (Copepoda: Cyclopoida). *J. Nat. Hist.*, 47, 853-862.
- Epp, R. W. and Lewis, W. M. (1980) The nature and ecological significance of metabolic changes during the life history of copepods. *Ecology*, 61, 259-264.
- Estlander, S. K., Horppila, J. A., Nurminen, L., *et al.* (2017) Zooplankton rhapsody: Unexpected response in community following increased fish predation. *Boreal Environ. Res.*, 22, 157-167.
- Fetahi, T., Rothhaupt, K.-O. and Peeters, F. (2017) Dietary map of Nile tilapia using stable isotopes in three tropical lakes, Ethiopia. *Ecol. Freshw. Fish*, 00, 1-11.
- Feuchtmayr, H., Thackeray, S. J., Jones, I. D., *et al.* (2012) Spring phytoplankton phenology – are patterns and drivers of change consistent among lakes in the same climatological region? *Freshw. Biol.*, 57, 331-344.
- Filstrup, C. T., Wagner, T., Soranno, P. A., *et al.* (2014) Regional variability among nonlinear chlorophyll–phosphorus relationships in lakes. *Limnol. Oceanogr.*, 59, 1691-1703.
- Fincel, M. J., James, D. A., Chipps, S. R., *et al.* (2014) Using cumulative diet data and stable isotope analysis to determine trophic position of walleye *Sander vitreus* in a large, complex system. *J. Freshw. Ecol.*, 29, 441-447.
- Fortin, A.-L. (2002) *Régime alimentaire et principaux facteurs influençant l'alimentation des jeunes éperlans arc-en-ciel (Osmerus mordax) du lac Saint-Jean*. Mémoire de maîtrise en ressources renouvelables, Université du Québec à Chicoutimi. pp 107.
- Fortin, A.-L., Sirois, P. and Legault, M. (2009) Synthèse et analyse des connaissances sur la ouananiche et l'éperlan arc-en-ciel du lac Saint-Jean. Université du

Québec à Chicoutimi, Laboratoire d'écologie aquatique et Ministère des Ressources naturelles et de la Faune, Direction de la recherche sur la faune. Québec, pp. xiii+134.

- Fox, L. R. (1975) Cannibalism in natural populations. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.*, 6, 87-106.
- France, R. L. (1995) Differentiation between littoral and pelagic food webs in lakes using stable carbon isotopes. *Limnol. Oceanogr.*, 40, 1310-1313.
- Frisch, D. (2002) Dormancy, dispersal and the survival of cyclopoid copepods (Cyclopoida, Copepoda) in a lowland floodplain. *Freshw. Biol.*, 47, 1269-1281.
- Gabriel, W. (1985) Overcoming food limitation by cannibalism: A model study on cyclopoids. *Arch. Hydrobiol.*, 21, 373-381.
- Gabriel, W., Taylor, B. E. and Kirsch-Prokosch, S. (1987) Cladoceran birth and death rates estimates: experimental comparisons of egg-ratio methods. *Freshw. Biol.*, 18, 361-372.
- Galloway, A. W. E., Brett, M. T., Holtgrieve, G. W., *et al.* (2015) A Fatty Acid Based Bayesian Approach for Inferring Diet in Aquatic Consumers. *PLoS One*, 10, e0129723.
- Galloway, A. W. E., Taipale, S. J., Hiltunen, M., *et al.* (2014) Diet-specific biomarkers show that high-quality phytoplankton fuels herbivorous zooplankton in large boreal lakes. *Freshw. Biol.*, 59, 1902-1915.
- Gauthier, J., Prairie, Y. T. and Beisner, B. E. (2014) Thermocline deepening and mixing alter zooplankton phenology, biomass and body size in a whole-lake experiment. *Freshw. Biol.*, 59, 998-1011.
- Gehrs, C. W. and Robertson, A. (1975) Use of life tables in analysing the dynamics of copepod populations. *Ecology*, 56, 665-672.
- Gelinas, M. and Pinel-Alloul, B. (2008) Summer depth selection in crustacean zooplankton in nutrient-poor boreal lakes is affected by recent residential development. *Freshw. Biol.*, 53, 2438-2454.
- Gentleman, W. C., Pepin, P. and Doucette, S. (2012) Estimating mortality: Clarifying assumptions and sources of uncertainty in vertical methods. *J. Mar. Syst.*, 105-108, 1-19.
- George, D. G. (1973) Diapause in *Cyclops Vicinus*. *Oikos*, 24, 136-142.

- Gerten, D. and Adrian, R. (2002) Species-specific changes in the phenology and peak abundance of freshwater copepods in response to warm summers. *Freshw. Biol.*, 47, 2163-2173.
- Gillies, C., Stark, J. and Smith, S. A. (2012) Research article: small-scale spatial variation of  $\delta^{13}\text{C}$  and  $\delta^{15}\text{N}$  isotopes in Antarctic carbon sources and consumers. *Polar. biol.*, 35, 813-827.
- Gillooly, J. F. (2000) Effect of body size and temperature on generation time in zooplankton. *J. Plankton Res.*, 22, 241-251.
- Glaz, P., Sirois, P. and Nozais, C. (2012) Determination of food sources for benthic invertebrates and brook trout *Salvelinus fontinalis* in Canadian boreal shield lakes using stable isotope analysis. *Aquat. Biol.*, 17, 107-117.
- Gliwicz, Z. M. and Rowan, M. G. (1984) Survival of *Cyclops abyssorum taticus* (Copepoda, Crustacea) in alpine lakes stocked with planktivorous fish. *Limnol. Oceanogr.*, 29, 1290-1299.
- Grey, J., Jones, R. I. and Sleep, D. (2001) Seasonal changes in the importance of the source of organic matter to the diet of zooplankton in Loch Ness, as indicated by stable isotope analysis. *Limnol. Oceanogr.*, 46, 505-513.
- Grosbois, G. (2017) *Zooplankton use of terrestrial organic matter in boreal aquatic food webs*. Thèse de doctorat. Université du Québec à Chicoutimi. pp. 182.
- Grosbois, G., Mariash, H., Schneider, T., *et al.* (2017) Under-ice availability of phytoplankton lipids is key to freshwater zooplankton winter survival. *Sci. Rep.*, 7, 11543.
- Grosbois, G. and Rautio, M. (2017) Active and colorful life under lake ice. *Ecology*, n/a-n/a.
- Hairston, N. G., Smith, F. E. and Slobodkin, L. B. (1960) Community structure, population control, and competition. *Am. Nat.*, 94, 421-425.
- Hairston, N. G. J., Walton, W. E. and Li, K. T. (1983) The causes and consequences of sex-specific mortality in a freshwater copepod. *Limnol. Oceanogr.*, 28, 935-947.
- Hampton, S. E., Galloway, A. W. E., Powers, S. M., *et al.* (2017) Ecology under lake ice. *Ecol. Lett.*, 20, 98-111.

- Hampton, S. E., Scheuerell, M. D. and Schindler, D. E. (2006) Coalescence in the Lake Washington story: interaction strengths in a planktonic food web. *Limnol. Oceanogr.*, 51, 2042-2051.
- Hanazato, T. and Yasuno, M. (1989) Zooplankton community structure driven by vertebrate and invertebrate predators. *Oecologia*, 81, 450-458.
- Hann, B. and Salki, A. (2017) Patterns in the crustacean zooplankton community in Lake Winnipeg, Manitoba: Response to long-term environmental change. *J. Great Lakes Res.*, 43, 80-90.
- Hansen, A. M. and Hairston, N. G. (1998) Food limitation in a wild cyclopoid copepod population: direct and indirect life history responses. *Oecologia*, 115, 320-330.
- Hansen, A. M. and Santer, B. (1995) The influence of food resources on the development, survival and reproduction of the two cyclopoid copepods: *Cyclops vicinus* and *Mesocyclops leuckarti*. *J. Plankton Res.*, 17, 631-646.
- Hart, D. R. (2002) Intraguild predation, invertebrate predators, and trophic cascades in lake food webs. *J. Theor. Biol.*, 218, 111-128.
- Hart, R. C. (1990) Copepod post-embryonic durations: pattern, conformity, and predictability. The realities of isochronal and equiproportional development, and trends in the copepodid-naupliar duration ratio. *Hydrobiologia*, 206, 175-206.
- Hart, R. C. (1991) Food and suspended sediment influences on the naupliar and copepodid durations of freshwater copepods: comparative studies on *Tropodiaptomus* and *Metadiaptomus*. *J. Plankton Res.*, 13, 645-660.
- Hart, R. C. (1994) Equiproportional temperature-duration responses and thermal influences on distribution and species switching in the copepods *Metadiaptomus meridianus* and *Tropodiaptomus spectabilis*. *Hydrobiologia*, 272, 163-183.
- Hart, R. C. (1996) Naupliar and copepodite growth and survival of two freshwater calanoids at various food levels: Demographic contrasts, similarities, and food needs. *Limnol. Oceanogr.*, 41, 648-658.
- Hart, R. C. (1998) Copepod equiproportional development: experimental confirmation of its independence of food supply level, and a conceptual model accounting for apparent exceptions. *Hydrobiologia*, 380, 77-85.

- Hart, R. C. and Bychek, E. A. (2011) Body size in freshwater planktonic crustaceans: an overview of extrinsic determinants and modifying influences of biotic interactions. *Hydrobiologia*, 668, 61-108.
- Hart, R. C., Irvine, K. and Waya, R. (1995) Experimental studies on food dependency of development times and reproductive effort (fecundity and egg size) of *Tropodiatomus cunningtoni* in relation to its natural distribution in Lake Malawi. *Arch. Hydrobiol.*, 133, 23-47.
- Harvey, C. J. and Kitchell, J. F. (2000) A stable isotope evaluation of the structure and spatial heterogeneity of a Lake Superior food web. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 57, 1395-1403.
- Havens, K. E., Pinto-Coelho, R. M., Beklioglu, M., *et al.* (2015) Temperature effects on body size of freshwater crustacean zooplankton from Greenland to the tropics. *Hydrobiologia*, 743, 27-35.
- Hazelwood, D. H. and Parker, R. A. (1963) Population of some freshwater zooplankton. II. The effect of lag. *Ecology*, 44, 207-211.
- Heath, M. R., Rasmussen, J., Ahmed, Y., *et al.* (2008) Spatial demography of *Calanus finmarchicus* in the Irminger Sea. *Prog. Oceanogr.*, 76, 39-88.
- Hébert, S. (1995) Qualité des eaux du Saguenay-Lac-Saint-Jean, 1979-1992, Québec. Ministère de l'Environnement et de la Faune, Direction des écosystèmes aquatiques, Envirodoq n° EN950010, rapport n° QE-92, pp. 58.
- Herzig, A. (1983) The ecological significance of the relationship between temperature and duration of embryonic development in planktonic freshwater copepods. *Hydrobiologia*, 100, 65-91.
- Herzig, A., Anderson, R. S. and Mayhood, D. W. (1980) Production and population dynamics of *Leptodiatomus sicilis* in a mountain lake in Alberta, Canada. *Holarct. Ecol.*, 3, 50-63.
- Herzig, A. and Auer, B. (1990) The feeding behaviour of *Leptodora kindtii* and its impact on the zooplankton community of Neusiedler See (Austria). *Hydrobiologia*, 198, 107-117.
- Hiltunen, M., Honkanen, M., Taipale, S., *et al.* (2017) Trophic upgrading via the microbial food web may link terrestrial dissolved organic matter to *Daphnia*. *J. Plankton Res.*, 39, 861-869.

- Hiltunen, T., Jones, L., Ellner, S., *et al.* (2013) Temporal dynamics of a simple community with intraguild predation: an experimental test. *Ecology*, 94, 773-779.
- Hin, V., Schellekens, T., Persson, L., *et al.* (2011) Coexistence of Predator and Prey in Intraguild Predation Systems with Ontogenetic Niche Shifts. *Am. Nat.*, 178, 701-714.
- Hirst, A. G., Bonnet, D., Conway, D. V. P., *et al.* (2010) Does predation control adult sex ratios and longevities in marine pelagic copepods? *Limnol. Oceanogr.*, 55, 2193-2206.
- Hirst, A. G., Bonnet, D. and Harris, R. P. (2007) Seasonal dynamics and mortality rates of *Calanus helgolandicus* over two years at a station in the English Channel. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 340, 189-205.
- Hirst, A. G. and Kiørboe, T. (2002) Mortality of marine planktonic copepods: global rates and patterns. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 230, 195-209.
- Holm-Hansen, O., Lorenzen, C. J., Holmes, R. W., *et al.* (1965) Fluorometric determination of chlorophyll. *J. Cons. Int. Explor. Mer*, 30, 3-15.
- Holt, R. D. and Polis, G. A. (1997) A theoretical framework for intraguild predation. *Am. Nat.*, 149, 745-764.
- Hondula, K., Pace, M., Cole, J., *et al.* (2014) Hydrogen isotope discrimination in aquatic primary producers: implications for aquatic food web studies. *Aquat Sci*, 76, 217-229.
- Hopp, U. and Maier, G. (2005) Survival and development of five species of cyclopoid copepods in relation to food supply: experiments with algal food in a flow-through system. *Freshw. Biol.*, 50, 1454-1463.
- Hopp, U., Maier, G. and Bleher, R. (1997) Reproduction and adult longevity of five species of planktonic cyclopoid copepods reared on different diets: a comparative study. *Freshw. Biol.*, 38, 289-300.
- Hrabik, T. R., Carey, M. P. and Webster, M. S. (2001) Interactions between young-of-the-year exotic rainbow smelt and native yellow perch in a northern temperate lake. *Trans. Am. Fish. Soc.*, 130, 568-582.
- Huisman, J., Sharples, J., Stroom, J. M., *et al.* (2004) Changes in turbulent mixing shift competition for light between phytoplankton species. *Ecology*, 85, 2960-2970.



- Hunt, G. W. and Robertson, A. (1977) The effect of temperature on reproduction of *Cyclops vernalis* Fischer (Copepoda, Cyclopoida). *Crustaceana*, 32, 169-177.
- Iglesias, C., Meerhoff, M., Johansson, L. S., *et al.* (2017) Stable isotope analysis confirms substantial differences between subtropical and temperate shallow lake food webs. *Hydrobiologia*, 784, 111-123.
- Infante, A. and Edmondson, W. (1985) Edible phytoplankton and herbivorous zooplankton in Lake Washington. *Arch. Hydrobiol. Beih. Ergebn. Limnol*, 21, 161-171.
- Inger, R. and Bearhop, S. (2008) Applications of stable isotope analyses to avian ecology. *Ibis*, 150, 447-461.
- Irigoién, X. and de Roos, A. (2011) The role of intraguild predation in the population dynamics of small pelagic fish. *Mar. Biol.*, 158, 1683-1690.
- Irigoién, X. and Harris, R. P. (2006) Comparative population structure, abundance and vertical distribution of six copepod species in the North Atlantic: evidence for intraguild predation? *Mar. Biol. Res.*, 2, 276-290.
- Irvine, K. and Waya, R. (1999) Spatial and temporal patterns of zooplankton standing biomass and production in Lake Malawi. *Hydrobiologia*, 407, 191-205.
- Jamieson, C. and Burns, C. (1988) The effects of temperature and food on copepodite development, growth and reproduction in three species of *Boeckella* (Copepoda, Calanoida). *Hydrobiologia*, 164, 235-257.
- Jassby, A. D., Powell, T. M. and Goldman, C. R. (1990) Interannual fluctuations in primary production: Direct physical effects and the trophic cascade at Castle Lake, California. *Limnol. Oceanogr.*, 35, 1021-1038.
- Jersabek, C. D. and Schabetsberger, R. (1995) Resting egg production and oviducal cycling in two sympatric species of alpine diaptomids (Copepoda, Calanoida) in relation to temperature and food availability. *J. Plankton Res.*, 17, 2049-2078.
- Jiménez-Melero, R., Parra, G. and Guerrero, F. (2012) Effect of temperature, food and individual variability on the embryonic development time and fecundity of *Arctodiaptomus salinus* (Copepoda: Calanoida) from a shallow saline pond. *Hydrobiologia*, 686, 241-256.

- Jiménez-Melero, R., Parra, G., Souissi, S., *et al.* (2007) Post-embryonic developmental plasticity of *Arctodiaptomus salinus* (Copepoda: Calanoida) at different temperatures. *J. Plankton Res.*, 29, 553-567.
- Jiménez-Melero, R., Ramírez, J. M. and Guerrero, F. (2013) Seasonal variation in the population growth rate of a dominant zooplankter: what determines its population dynamics? *Freshw. Biol.*, 58, 1221-1233.
- Jiménez-Melero, R., Santer, B. and Guerrero, F. (2005) Embryonic and naupliar development of *Eudiaptomus gracilis* and *Eudiaptomus graciloides* at different temperatures: comments on individual variability. *J. Plankton Res.*, 27, 1175-1187.
- Jobin, V. O. and Beisner, B. E. (2014) Deep chlorophyll maxima, spatial overlap and diversity in phytoplankton exposed to experimentally altered thermal stratification. *J. Plankton Res.*, 36, 933-942.
- Johannsson, O. E., Mills, E. L. and O'Gorman, R. (1991) Changes in the nearshore and offshore zooplankton communities in Lake Ontario: 1981-88. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 48(8), 1546-1557.
- Johannsson, O. E. and O'Gorman, R. (1991) Roles of predation, food, and temperature in structuring the epilimnetic zooplankton populations in Lake Ontario: 1981-1986. *Trans. Am. Fish. Soc.*, 120, 193-208.
- Jones, H. G., Leclerc, M., Ouellet, M., *et al.* (1979) Productivité biologique des eaux du lac Saint-Jean. INRS-Eau, Québec, pp. 568.
- Jones, R. I., Grey, J., Sleep, D., *et al.* (1998) An assessment, using stable isotopes, of the importance of allochthonous organic carbon sources to the pelagic food web in Loch Ness. *Proc R. Soc. Lond. B*, 265, 105-110.
- Kajak, Z. and Rybak, J. (1979) Feeding of *Chaoborus flavicans meigen* (Diptera, Chaoboridae) and its predation on lake zooplankton. *Int. Rev. Gesamten Hydrobiol.*, 64, 361-378.
- Kamarainen, A. M., Rowland, F. E., Biggs, R., *et al.* (2008) Zooplankton and the total phosphorus - chlorophyll a relationship: hierarchical Bayesian analysis of measurement error. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 65, 2644-2655.
- Kamps, D. M. (1978) The effect of temperature on the development time and brood size of *Diaptomus pallidus* Herrick. *Hydrobiologia*, 61, 75-80.

- Kankaala, P. (1988) The relative importance of algae and bacteria as food for *Daphnia longispina* (Cladocera) in a polyhumic lake. *Freshw. Biol.*, 19, 285-296.
- Karlsson, J., Jonsson, A., Meili, M., *et al.* (2003) Control of zooplankton dependence on allochthonous organic carbon in humic and clear-water lakes in northern Sweden. *Limnol. Oceanogr.*, 48, 269-276.
- Kerfoot, W. C. (1977) Implications of copepod predation. *Limnol. Oceanogr.*, 22, 316-325.
- Kerfoot, W. C., Hobmeier, M. M., Yousef, F., *et al.* (2016) A plague of waterfleas (*Bythotrephes*): impacts on microcrustacean community structure, seasonal biomass, and secondary production in a large inland-lake complex. *Biol. Invasions*, 18, 1121-1145.
- Kerimoglu, O., Straile, D. and Peeters, F. (2012) Seasonal, inter-annual and long term variation in top-down versus bottom-up regulation of primary production. *Oikos*, 122, 223-234.
- Kiefer, F. (1978) Freilebende Copepoda. *Das Zooplankton der Binnengewässer*. Vol. Band 26, Teil 2. pp. 1-343.
- Kimmerer, W. J. (2015) Mortality estimates of stage-structured populations must include uncertainty in stage duration and relative abundance. *J. Plankton Res.*, 37, 939-952.
- Kirn, R. A. and Labar, G. W. (1996) Growth and survival of rainbow smelt, and their role as prey for stocked salmonids in Lake Champlain. *Trans. Am. Fish. Soc.*, 125, 87-89.
- Kiszka, J. J., Méndez-Fernandez, P., Heithaus, M. R., *et al.* (2014) The foraging ecology of coastal bottlenose dolphins based on stable isotope mixing models and behavioural sampling. *Mar. Biol.*, 161, 953-961.
- Klein Breteler, W., Schogt, N., Baas, M., *et al.* (1999) Trophic upgrading of food quality by protozoans enhancing copepod growth: role of essential lipids. *Mar. Biol.*, 135, 191-198.
- Kling, G. W., Fry, B. and O'Brien, W. J. (1992) Stable isotopes and planktonic trophic structure in arctic lakes. *Ecology*, 73, 561-566.
- Koussoroplis, A.-M., Nussbaumer, J., Arts, M. T., *et al.* (2014) Famine and feast in a common freshwater calanoid: Effects of diet and temperature on fatty acid dynamics of *Eudiaptomus gracilis*. *Limnol. Oceanogr.*, 59, 947-958.

- Krieger, K. A. and Klarer, D. M. (1991) Zooplankton dynamics in a Great Lakes coastal marsh. *J. Great Lakes Res.*, 17, 255-269.
- Kvile, K. Ø., Langangen, Ø., Prokopchuk, I., *et al.* (2016) Disentangling the mechanisms behind climate effects on zooplankton. *Proc. Natl. Acad. Sci.*, 113, 1841-1846.
- Lair, N. (1995) Croissance et dynamique des populations d'invertébrés planctoniques. In Pourriot, R. and Meybeck, M. (eds) *Limnologie générale*. Masson, Paris, pp. 350-367.
- Lampert, W. (1978) A Field Study on the Dependence of the Fecundity of *Daphnia* spec. on Food Concentration. *Oecologia*, 36, 363-369.
- Lapesa, S., Snell, T. W., Fields, D. M., *et al.* (2004) Selective feeding of *Arctodiaptomus salinus* (Copepoda, Calanoida) on co-occurring sibling rotifer species. *Freshw. Biol.*, 49, 1053-1061.
- Layman, C. A., Araujo, M. S., Boucek, R., *et al.* (2012) Applying stable isotopes to examine food-web structure: an overview of analytical tools. *Biol. Rev.*, 87, 545-562.
- LeBlanc, J. S., Taylor, W. D. and Johannsson, O. E. (1997) The feeding ecology of the cyclopoid copepod *Diacyclops thomasi* in Lake Ontario. *J. Great Lakes Res.*, 23, 369-381.
- Leblond, A. (1976) Étude évolutive de la stratification thermique du lac St-Jean. Université du Québec à Chicoutimi, Chicoutimi, pp. 77.
- Leclerc, M. (1985) *Modélisation tridimensionnelle des écoulements à surface libre par éléments finis: application au lac Saint-Jean (Québec)*. Thèse présentée pour l'obtention du grade de docteur-ingénieur, Université de technologie de Compiègne, pp. 294.
- Lefebvre, R. (2003) Régime alimentaire de la ouananiche (*Salmo salar*) du lac Saint-Jean (1997-2002). Société de la faune et des parcs du Québec, Direction de l'aménagement de la faune du Saguenay-Lac-Saint-Jean, Saguenay, pp. 57.
- Legault, M. (2002) Méthode d'évaluation de l'abondance relative en lac des jeunes de l'année de l'éperlan arc-en-ciel (*Osmerus mordax*). Société de la faune et des parcs du Québec, Direction de la recherche sur la faune, Québec, pp. 23 pages + 2 annexes.

- Legault, M., et H. Gouin (1985) La ouananiche: fierté régionale du Saguenay-Lac-Saint-Jean. Ministère de l'environnement et de la faune, Direction de la faune et des habitats, Québec, pp. 43.
- Leggett, M., Johannsson, O., Hesslein, R., *et al.* (2000) Influence of inorganic nitrogen cycling on the  $\delta^{15}\text{N}$  of Lake Ontario biota. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 57, 1489-1496.
- Leonard, A. B. and Ponder, L. H. (1949) Crustacea in eastern Kansas. *Trans. Kan. Acad. Sci.*, 52, 168-204.
- Lévesque, S. (2012) La reproduction de l'éperlan arc-en-ciel dulcicole: étude de cas de l'éperlan du lac Saint-Jean. Chaire de recherche sur les espèces aquatiques exploitées. Université du Québec à Chicoutimi.
- Lévesque, S., Beisner, B. E. and Peres-Neto, P. R. (2010) Meso-scale distributions of lake zooplankton reveal spatially and temporally varying trophic cascades. *J. Plankton Res.*, 32, 1369-1384.
- Lévesque, S., Plourde-Lavoie, P. and Sirois, P. (2018) Révision du modèle conceptuel du recrutement de l'éperlan arc-en-ciel dans le lac Saint-Jean. Chaire de recherche sur les espèces aquatiques exploitées. Université du Québec à Chicoutimi, pp. 55.
- Liu, X., Beyrend, D., Dur, G., *et al.* (2015) Combined effects of temperature and food concentration on growth and reproduction of *Eodiaptomus japonicus* (Copepoda: Calanoida) from Lake Biwa (Japan). *Freshw. Biol.*, 60, 2003-2018.
- Lunte, C. C. and Luecke, C. (1990) Trophic interactions of *Leptodora* in Lake Mendota. *Limnol. Oceanogr.*, 35, 1091-1100.
- Lynam, C. P., Llope, M., Möllmann, C., *et al.* (2017) Interaction between top-down and bottom-up control in marine food webs. *Proc. Natl. Acad. Sci.*, 114, 1952-1957.
- Lynch, M. (1979) Predation, competition, and zooplankton community structure: an experimental study. *Limnol. Oceanogr.*, 24, 253-272.
- MacPhee, S. A., Arnott, S. E. and Keller, W. (2011) Lake thermal structure influences macroinvertebrate predation on crustacean zooplankton. *J. Plankton Res.*, 33, 1586-1595.
- Maier, G. (1989) The effect of temperature on the development times of eggs, naupliar and copepodite stages of five cyclopoid copepods. *Hydrobiologia*, 184, 79-88.

- Maier, G. (1990) Reproduction and life history of a Central European, planktonic *Diacyclops bicuspidatus* population. *Arch. Hydrobiol.*, 117, 485-495.
- Maier, G. (1998) Differential success of cyclopoid copepods in the pelagic zone of eutrophic lakes. *J. Mar. Syst.*, 15, 135-138.
- Makino, W. and Ban, S. (2000) Response of life history traits to food conditions in a cyclopoid copepod from an oligotrophic environment. *Limnol. Oceanogr.*, 45, 396-407.
- Makler-Pick, V., Hipsey, M. R., Zohary, T., *et al.* (2017) Intraguild predation dynamics in a lake ecosystem based on a coupled hydrodynamic-ecological model: The example of Lake Kinneret (Israel). *Biology*, 6, 22.
- Maly, E. J. and Maly, M. P. (1974) Dietary differences between two co-occurring calanoid copepod species. *Oecologia*, 17, 325-333.
- Mariash, H. L., Cusson, M. and Rautio, M. (2017) Fall Composition of Storage Lipids is Associated with the Overwintering Strategy of *Daphnia*. *Lipids*, 52, 83-91.
- Marion, A., Plourde, S. and Sirois, P. (2016) Mortality and recruitment in two copepod populations in a subarctic oligotrophic reservoir and the influence of environmental forcing. *J. Plankton Res.*, 38, 915-930.
- Marty, J. and Planas, D. (2008) Comparison of methods to determine algal  $\delta^{13}\text{C}$  in freshwater. *Limnol. Oceanogr. Methods*, 6, 51-63.
- Mason, C. F. and Abdul-Hussein, M. M. (1991) Population dynamics and production of *Daphnia hyalina* and *Bosmina longirostris* in a shallow, eutrophic reservoir. *Freshw. Biol.*, 25, 243-260.
- Masson, S., Pinel-Alloul, B. and Dutilleul, P. (2004) Spatial heterogeneity of zooplankton biomass and size structure in southern Québec lakes: variation among lakes and within lake among epi-, meta- and hypolimnion strata. *J. Plankton Res.*, 26, 1441-1458.
- Matthews, B. and Mazumder, A. (2003) Compositional and interlake variability of zooplankton affect baseline stable isotope signatures. *Limnol. Oceanogr.*, 48, 1977-1987.
- Matthews, B. and Mazumder, A. (2005) Consequences of large temporal variability of zooplankton  $\delta^{15}\text{N}$  for modeling fish trophic position and variation. *Limnol. Oceanogr.*, 50, 1404-1414.

- Matthews, B. and Mazumder, A. (2007) Distinguishing trophic variation from seasonal and size-based isotopic ( $\delta^{15}\text{N}$ ) variation of zooplankton. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 64, 74-83.
- Matthews, B. and Mazumder, A. (2008) Detecting trophic-level variation in consumer assemblages. *Freshw. Biol.*, 53, 1942-1953.
- McCutchan, J. H. J., Lewis Jr, W. M., Kendall, C., *et al.* (2003) Variation in trophic shift for stable isotope ratios of carbon, nitrogen, and sulfur. *Oikos*, 102, 378-390.
- McNaught, A. S., Kiesling, R. L. and Ghadouani, A. (2004) Changes to zooplankton community structure following colonization of a small lake by *Leptodora kindtii*. *Limnol. Oceanogr.*, 49, 1239-1249.
- McQueen, D. J. (1969) Reduction of zooplankton standing stocks by predaceous *Cyclops bicuspidatus thomasi* in Marion Lake, British Columbia. *J. Fish. Res. Board Can.*, 26, 1605-1618.
- McQueen, D. J., Johannes, M. R. S., Post, J. R., *et al.* (1989) Bottom-up and top-down impacts on freshwater pelagic community structure. *Ecol. Monogr.*, 59, 289-309.
- McQueen, D. J., Post, J. R. and Mills, E. L. (1986) Trophic relationships in freshwater pelagic ecosystems. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 43, 1571-1581.
- Melle, W., Runge, J., Head, E., *et al.* (2014) The North Atlantic Ocean as habitat for *Calanus finmarchicus*: Environmental factors and life history traits. *Prog. Oceanogr.*, 129, 244-284.
- Michener, R. and Lajtha, K. (2007) Stable isotopes in ecology and environmental science. 2nd edition. Blackwell Publishing Ltd, pp. 594.
- Middelburg, J. (2014) Stable isotopes dissect aquatic food webs from the top to the bottom. *Biogeosciences*, 11, 2357-2371.
- Minagawa, M. and Wada, E. (1984) Stepwise enrichment of  $^{15}\text{N}$  along food chains: further evidence and the relation between  $\delta^{15}\text{N}$  and animal age. *Geochim. Cosmochim. Acta*, 48, 1135-1140.
- Monakov, A. (1976) *Feeding and food interrelationships in freshwater copepods*. Nauka Press, Leningrad, pp. 170.

- Moore, J. W. (1979) Ecology of subarctic populations of *Cyclops bicuspidatus thomasi* Forbes and *Diaptomus ashlandi* Marsh (Copepoda). *Crustaceana*, 36, 237-248.
- Moore, M. V., Folt, C. L. and Stemberger, R. S. (1996) Consequences of elevated temperatures for zooplankton assemblages in temperate lakes. *Arch. Hydrobiol.*, 135, 289-319.
- Morin, P. (1999) Productivity, Intraguild Predation, and Population Dynamics in Experimental Food Webs. *Ecology*, 80, 752-760.
- Müller-Navarra, D., Güss, S. and von Storch, H. (1997) Interannual variability of seasonal succession events in a temperate lake and its relation to temperature variability. *Glob. Change Biol.*, 3, 429-438.
- Munro, I. G. (1974) Effect of temperature on development of egg, naupliar and copepodite stages of two species of copepods, *Cyclops vicinus* Uljanin and *Eudiaptomus gracilis* Sars. *Oecologia*, 16, 355-367.
- Mylius, S. D., Klumpers, K., de Roos, A. M., *et al.* (2001) Impact of intraguild predation and stage structure on simple communities along a productivity gradient. *Am. Nat.*, 158, 259-276.
- Nalepa, T. F. (1985) Occurrence of a resting stage in cyclopoid and harpacticoid copepods in nearshore Lake Michigan. *J. Great Lakes Res.*, 11, 59-66.
- Neill, W. E. (1981) Impact of *Chaoborus* predation upon the structure and dynamics of a crustacean zooplankton community. *Oecologia*, 48, 164-177.
- Neill, W. E. and Peacock, A. (1980) Breaking the bottleneck : interactions of invertebrate predators and nutrients in oligotrophic lakes. In Kerfoot, W. C. (ed) *Evolution and ecology of zooplankton communities*. Univ. Press of New England, pp. 715-724.
- Nichols, J. H. and Thompson, A. B. (1991) Mesh selection of copepodite and nauplius stages of four calanoid copepod species. *J. Plankton Res.*, 13, 661-671.
- Nicolle, A., Hansson, L.-A., Brodersen, J., *et al.* (2011) Interactions between predation and resources shape zooplankton population dynamics. *PLoS One*, 6, e16534.
- Nielsen, J. M., Clare, E. L., Hayden, B., *et al.* (2017) Diet tracing in ecology: Method comparison and selection. *Methods Ecol. Evol.*, 1-14.



- Nowicki, C. J., Bunnell, D. B., Armenio, P. M., *et al.* (2017) Biotic and abiotic factors influencing zooplankton vertical distribution in Lake Huron. *J. Great Lakes Res.*, 43, 1044-1054.
- Ohman, M. D. (1988) Behavioral responses of zooplankton to predation. *B. Mar. Sci.*, 43, 530-550.
- Ohman, M. D. (2012) Estimation of mortality for stage-structured zooplankton populations: what is to be done? *J. Mar. Syst.*, 93, 4-10.
- Ohman, M. D., Durbin, E. G., Runge, J. A., *et al.* (2008) Relationship of predation potential to mortality of *Calanus finmarchicus* on Georges Bank, northwest Atlantic. *Limnol. Oceanogr.*, 53, 1643-1655.
- Ohman, M. D., Eiane, K., Durbin, E. G., *et al.* (2004) A comparative study of *Calanus finmarchicus* mortality patterns at five localities in the North Atlantic. *ICES J. Mar. Sci.*, 61, 687-697.
- Ohman, M. D. and Hirche, H. J. (2001) Density-dependent mortality in an oceanic copepod population. *Nature*, 412, 638-641.
- Ohman, M. D. and Hsieh, C. H. (2008) Spatial differences in mortality of *Calanus pacificus* within the California Current System. *J. Plankton Res.*, 30, 359-366.
- Ohman, M. D., Runge, J. A., Durbin, E. G., *et al.* (2002) On birth and death in the sea. *Hydrobiologia*, 480, 55-68.
- Ottonetti, L., Tucci, L., Chelazzi, G., *et al.* (2008) Stable isotopes analysis to assess the trophic role of ants in a Mediterranean agroecosystem. *Agric. For. Entomol.*, 10, 29-36.
- Ouellet, M. and Jones, H. G. (1988) Some physico-chemical aspects of Lake Saint-Jean, Québec, Canada. *Verh. Int. Ver. Limnol.*, 23, 961-967.
- Pace, M. L. (1984) Zooplankton community structure, but not biomass, influences the phosphorus chlorophyll *a* relationship. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 41, 1089-1096.
- Pace, M. L. (1986) An empirical analysis of zooplankton community size structure across lake trophic gradients. *Limnol. Oceanogr.*, 31, 45-55.
- Paine, R. T. (1966) Food web complexity and species diversity. *Am. Nat.*, 100, 65-75.

- Pan, Y. J., Sadovskaya, I., Hwang, J. S., *et al.* (2017) Assessment of the fecundity, population growth and fatty acid composition of *Apocyclops royi* (Cyclopoida, Copepoda) fed on different microalgal diets. *Aquacult. Nutr.*, 0, 1-9.
- Papińska, K. (1988) The effect of fish predation on *Cyclops* life cycle. *Hydrobiologia*, 167-168, 449-453.
- Parnell, A. C., Inger, R., Bearhop, S., *et al.* (2010) Source partitioning using stable isotopes: coping with too much variation. *PLoS One*, 5 (3) e9672.
- Parsons, T. R., Maita, Y. and Lalli, C. M. (1984) A manual of chemical and biological methods for seawater analysis. Pergamon Press, Oxford, pp. 173.
- Patalas, K. (1969) Composition and horizontal distribution of crustacean plankton in Lake Ontario. *J. Fish. Res. Board Can.*, 26, 2135-2164.
- Patalas, K. (1972) Crustacean plankton and the eutrophication of St. Lawrence Great Lakes. *J. Fish. Res. Board Can.*, 29, 1451-1462.
- Patalas, K., Patalas, J. and Salki, A. (1994) Planktonic crustaceans in lakes of Canada (distribution of species, bibliography). *Can. Tech. Rep. Fish. Aquat. Sci.*, 1954, pp. v + 218.
- Peacock, A. (1982) Response of *Cyclops bicuspidatus thomasi* to alterations in food and predators. *Can. J. Zool.-Rev. Can. Zool.*, 60, 1446-1462.
- Peacock, A. and Smyly, W. J. P. (1983) Experimental studies on the factors limiting *Tropocyclops prasinus* (Fischer) 1860 in an oligotrophic lake. *Can. J. Zool.*, 61, 250-265.
- Pennak, R. W. (1978) Fresh-water invertebrates of the United States, 2nd Ed. John Wiley & Sons, Inc., New York, pp. 803.
- Pepin, P. (2013) Distribution and feeding of *Benthosema glaciale* in the western Labrador Sea: Fish–zooplankton interaction and the consequence to calanoid copepod populations. *Deep Sea Res. Part I Oceanogr. Res. Pap.*, 75, 119-134.
- Perga, M.-E., Kainz, M., Matthews, B., *et al.* (2006) Carbon pathways to zooplankton: insights from the combined use of stable isotope and fatty acid biomarkers. *Freshw. Biol.*, 51, 2041-2051.
- Perga, M. E. and Gerdeaux, D. (2006) Seasonal variability in the  $\delta^{13}\text{C}$  and  $\delta^{15}\text{N}$  values of the zooplankton taxa in two alpine lakes. *Acta. Oecol.*, 30, 69-77.

- Peterson, B. J. and Fry, B. (1987) Stable isotopes in ecosystem studies. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.*, 18, 293-320.
- Peterson, W. T. (2001) Patterns in stage duration and development among marine and freshwater calanoid and cyclopoid copepods: a review of rules, physiological constraints, and evolutionary significance. *Hydrobiologia*, 453-454, 91-105.
- Peterson, W. T. and Kimmerer, W. J. (1994) Processes controlling recruitment of the marine calanoid copepod *Temora longicornis* in Long Island Sound: egg production, egg mortality, and cohort survival rates. *Limnol. Oceanogr.*, 39, 1594-1605.
- Phillips, D. L. (2012) Converting isotope values to diet composition: the use of mixing models. *J. Mammal.*, 93, 342-352.
- Phillips, D. L., Inger, R., Bearhop, S., *et al.* (2014) Best practices for use of stable isotope mixing models in food web studies. *Can. J. Zool.*, 92, 823-835.
- Pichlová, R. and Brandl, Z. (2003) Predatory impact of *Leptodora kindtii* on zooplankton community in the Slapy Reservoir. *Hydrobiologia*, 504, 177-184.
- Pimm, S. and Lawton, J. (1978) On feeding on more than one trophic level. *Nature*, 275, 542-544.
- Pinel-Alloul, B. (1995) Les invertébrés prédateurs du zooplancton. In Pourriot, R. and Meybeck, M. (eds) *Limnologie générale*. Masson, Paris, pp. 540-564.
- Pinel-Alloul, B., André, A., Legendre, P., *et al.* (2013) Large-scale geographic patterns of diversity and community structure of pelagic crustacean zooplankton in Canadian lakes. *Global. Ecol. Biogeogr.*, 22, 784-795.
- Pinel-Alloul, B., Guay, C., Angeli, N., *et al.* (1999) Large-scale spatial heterogeneity of macrozooplankton in Lake of Geneva. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 56, 1437-1451.
- Pinel-Alloul, B., Legendre, P. and Magnin, E. (1979) Zooplancton limnétique de 46 lacs et 17 rivières du territoire de la baie de James. *Can. J. Zool.*, 57(8), 1693-1709.
- Plourde, J. (2011) *Prédation planctonique des deux principaux poissons fourrages pélagiques du lac Saint-Jean: l'éperlan arc-en-ciel et l'omisco*. Mémoire de maîtrise en ressources renouvelables, Université du Québec à Chicoutimi, pp. 66.

- Plourde, J., Sirois, P. and Trudel, M. (2012) Quantifying zooplankton consumption by larval and juvenile rainbow smelt using a mercury mass balance model. In: Enterline, C.; Wood, C.; Mills, K.; Chase, B. C.; Verreault, G.; Fisher, J. and Ayers, M. H. (eds) *Proceedings of the Fourth North American workshop on rainbow smelt*. Vol. 51. Maine Department of Marine Resources, New Hampshire Department of Fish and Game and Massachusetts Division of Marine Fisheries, Portland, Maine., pp. 47-48.
- Plourde, S., Maps, F. and Joly, P. (2009a) Mortality and survival in early stages control recruitment in *Calanus finmarchicus*. *J. Plankton Res.*, 31, 371-388.
- Plourde, S., Pepin, P. and Head, E. J. H. (2009b) Long-term seasonal and spatial patterns in mortality and survival of *Calanus finmarchicus* across the Atlantic Zone Monitoring Programme region, Northwest Atlantic. *ICES J. Mar. Sci.*, 66, 1942-1958.
- Plourde-Lavoie, P., Archer, M., Gagnon, K., *et al.* (2018) Les variations de niveau du lac Saint-Jean : effets sur la reproduction des poissons dans les habitats en milieux humides riverains. *Nat. Can.*, 142, 66-77.
- Plourde-Lavoie, P. and Sirois, P. (2016a) Revue et synthèse de la littérature scientifique sur la reproduction et les habitats des poissons fourrages de la zone littorale du lac Saint-Jean. Chaire de recherche sur les espèces aquatiques exploitées. Université du Québec à Chicoutimi, Saguenay, pp. 126.
- Plourde-Lavoie, P. and Sirois, P. (2016b) Suivi des poissons fourrages en zone littorale au lac Saint-Jean: analyses de puissance à partir des données des échantillonnages de 1989 à 1995. Chaire de recherche sur les espèces aquatiques exploitées. Université du Québec à Chicoutimi, pp. 59.
- Plourde-Lavoie, P. and Sirois, P. (2017a) Portrait du potentiel des milieux humides riverains du lac Saint-Jean pour la fraie des poissons. Chaire de recherche sur les espèces aquatiques exploitées. Université du Québec à Chicoutimi, pp. 71.
- Plourde-Lavoie, P. and Sirois, P. (2017b) Répartition spatiale de l'éperlan arc-en-ciel et de l'omisco dans le lac Saint-Jean de 2001 à 2015. Chaire de recherche sur les espèces aquatiques exploitées. Université du Québec à Chicoutimi, pp. 51.
- Polis, G. A. and Holt, R. D. (1992) Intraguild predation: the dynamics of complex trophic interactions. *Trends Ecol. Evol.*, 7, 151-154.
- Polis, G. A. and McCormick, S. J. (1987) Intraguild predation and competition among desert scorpions. *Ecology*, 68, 332-343.

- Polis, G. A., Myers, C. A. and Holt, R. D. (1989) The ecology and evolution of intraguild predation: potential competitors that eat each other. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.*, 20, 297-330.
- Post, D. M. (2002) Using stable isotopes to estimate trophic position: models, methods, and assumptions. *Ecology*, 83, 703-718.
- Pothoven, S., Höök, T., Nalepa, T., *et al.* (2013) Changes in zooplankton community structure associated with the disappearance of invasive alewife in Saginaw Bay, Lake Huron. *Aquat. Ecol.*, 47, 1-12.
- Power, M. E. (1992) Top-down and bottom-up forces in food webs : do plants have primacy? *Ecology*, 73, 733-746.
- Ptacek, R., Sommer, U., Hansen, T., *et al.* (2004) Effects of microzooplankton and mixotrophy in an experimental planktonic food web. *Limnol. Oceanogr.*, 49, 1435-1445.
- Rahkola-Sorsa, M., Voutilainen, A., Urpanen, O., *et al.* (2014) Springtime crustacean zooplankton abundance under cold water conditions is determined mainly by temperature regardless of fish predation. *Aquatic Biology Research*, 2, 1-12.
- Rautio, M., Mariash, H. and Forsström, L. (2011) Seasonal shifts between autochthonous and allochthonous carbon contributions to zooplankton diets in a subarctic lake. *Limnol. Oceanogr.*, 56, 1513-1524.
- Rautio, M., Sorvari, S. and Korhola, A. (2000) Diatom and crustacean zooplankton communities, their seasonal variability and representation in the sediments of subarctic Lake Saanajärvi. *J. Limnol.*, 59, 81-96.
- Rejas, D., Declerck, S., Auwerkerken, J., *et al.* (2005) Plankton dynamics in a tropical floodplain lake: fish, nutrients, and the relative importance of bottom-up and top-down control. *Freshw. Biol.*, 50, 52-69.
- Renz, J., Mengedot, D. and Hirche, H. J. R. (2008) Reproduction, growth and secondary production of *Pseudocalanus elongatus* Boeck (Copepoda, Calanoida) in the southern North Sea. *J. Plankton Res.*, 30, 511-528.
- Renz, J., Stegert, C., Peters, J., *et al.* (2012) Linking stage-resolved population models with field observations: an integrated approach on population dynamics of *Pseudocalanus elongatus* in the German Bight. *J. Plankton Res.*, 34, 1-17.

- Reynolds, C. S. (1989) Physical determinants of phytoplankton succession. In Sommer, U. (ed) *Plankton ecology: succession in plankton communities*. Springer Berlin Heidelberg, Berlin, pp. 9-56.
- Riessen, H. P., Sommerville, J. W., Chiappari, C., *et al.* (1988) *Chaoborus* predation, prey vulnerability, and their effect in zooplankton communities. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 45, 1912-1920.
- Rinke, K., Huber, A. M. R., Kempke, S., *et al.* (2009) Lake-wide distributions of temperature, phytoplankton, zooplankton, and fish in the pelagic zone of a large lake. *Limnol. Oceanogr.*, 54, 1306-1322.
- Ritchie, E. G. and Johnson, C. N. (2009) Predator interactions, mesopredator release and biodiversity conservation. *Ecol. Lett.*, 12, 982-998.
- Robertson, A. and Gannon, J. E. (1981) Annotated checklist of the free-living copepods of the Great Lakes. *J. Great Lakes Res.*, 7, 382-393.
- Rogora, M., Frate, L., Carranza, M. L., *et al.* (2018) Assessment of climate change effects on mountain ecosystems through a cross-site analysis in the Alps and Apennines. *Sci. Total Environ.*, 624, 1429-1442.
- Roseman, E. F. and O'Brien, T. P. (2013) Spatial distribution of pelagic fish larvae in the northern main basin of Lake Huron. *Aquat. Ecosyst. Health Manage.*, 16, 311-321.
- Rudstam, L. G., Holeck, K. T., Bowen, K. L., *et al.* (2014) Lake Ontario zooplankton in 2003 and 2008: community changes and vertical redistribution. *Aquat. Ecosyst. Health Manage.*, 18, 43-62.
- Russo, E., Franke, K., Hager, H., *et al.* (2016) Modifying the functional diversity in the zooplankton assemblage of an oligotrophic lake differentially affects pelagic community structure and biomass. *Food Webs*, 8, 23-31.
- Santer, B. (1994) Influences of food type and concentration on the development of *Eudiaptomus gracilis* and implications for interactions between calanoid and cyclopoid copepods. *Arch. Hydrobiol.*, 131, 141-159.
- Santer, B. (1998) Life cycle strategies of free-living copepods in fresh waters. *J. Mar. Syst.*, 15, 327-336.
- Santer, B. and Hansen, A. M. (2006) Diapause of *Cyclops vicinus* (Uljanin) in Lake Sobygard: indication of a risk-spreading strategy. *Hydrobiologia*, 560, 217-226.

- Santer, B. and Lampert, W. (1995) Summer diapause in cyclopoid copepods: adaptive response to a food bottleneck? *J. Anim. Ecol.*, 64, 600-613.
- Santer, B. and van den Bosch, F. (1994) Herbivorous nutrition of *Cyclops vicinus*: the effect of a pure algal diet on feeding, development, reproduction and life cycle. *J. Plankton Res.*, 16, 171-195.
- SAS Institute Inc. (2010) *Using JMP 9*. SAS Institute Inc., Cary, NC.
- Schneider, T., Grosbois, G., Vincent, W. F., *et al.* (2017) Saving for the future: Pre-winter uptake of algal lipids supports copepod egg production in spring. *Freshw. Biol.*, 62, 1063-1072.
- Schulze, P. C. and Folt, C. L. (1989) Effects of conspecifics and phytoplankton on predation rates of the omnivorous copepods *Epischura lacustris* and *Epischura nordenskioldi*. *Limnol. Oceanogr.*, 34, 444-450.
- Schulze, P. C. and Folt, C. L. (1990) Food resources, survivorship, and reproduction of the omnivorous calanoid copepod *Epischura Lacustris*. *Ecology*, 71, 2224-2240.
- Seebens, H., Einsle, U. and Straile, D. (2009) Copepod life cycle adaptations and success in response to phytoplankton spring bloom phenology. *Glob. Change Biol.*, 15, 1394-1404.
- Seebens, H., Einsle, U. and Straile, D. (2013) Deviations from synchrony: spatio-temporal variability of zooplankton community dynamics in a large lake. *J. Plankton Res.*, 35, 22-32.
- Seebens, H., Straile, D., Hoegg, R., *et al.* (2007) Population dynamics of a freshwater calanoid copepod: Complex responses to changes in trophic status and climate variability. *Limnol. Oceanogr.*, 52, 2364-2372.
- Sheppard, K. T., Davoren, G. K. and Hann, B. J. (2015) Diet of walleye and sauger and morphological characteristics of their prey in Lake Winnipeg. *J. Great Lakes Res.*, 41, 907-915.
- Shuter, B. J. and Ing, K. K. (1997) Factors affecting the production of zooplankton in lakes. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 54, 359-377.
- Siefert, R. E. (1972) First food of larval yellow perch, white sucker, bluegill, emerald shiner, and rainbow smelt. *Trans. Am. Fish. Soc.*, 101, 219-225.

- Sirois, P., Marion, A., Plourde, J., *et al.* (2012) Carrying capacity of Lake Saint-Jean for rainbow smelt. In: Enterline, C.; Wood, C.; Mills, K.; Chase, B. C.; Verreault, G.; Fisher, J. and Ayers, M. H. (eds) *Proceedings of the Fourth North American workshop on rainbow smelt*. Vol. 51. Maine Department of Marine Resources, New Hampshire Department of Fish and Game and Massachusetts Division of Marine Fisheries, Portland, Maine., pp. 47-48.
- Skarðhamar, J., Reigstad, M., Carroll, J., *et al.* (2011) Effects of mortality changes on biomass and production in *Calanus* spp. populations. *Aquat. Biol.*, 12, 129-145.
- Solomon, C. T., Carpenter, S. R., Clayton, M. K., *et al.* (2011) Terrestrial, benthic, and pelagic resource use in lakes: results from a three-isotope Bayesian mixing model. *Ecology*, 92, 1115-1125.
- Sommer, U. (2008) Trophic cascades in marine and freshwater plankton. *Int. Rev. Hydrobiol.*, 93, 506-516.
- Sommer, U., Adrian, R., De Senerpont Domis, L., *et al.* (2012) Beyond the Plankton Ecology Group (PEG) model: mechanisms driving plankton succession. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.*, 43, 429-448.
- Sommer, U. and Sommer, F. (2006) Cladocerans versus copepods: the cause of contrasting top-down controls on freshwater and marine phytoplankton. *Oecologia*, 147, 183-194.
- Šorf, M. and Brandl, Z. (2012) The rotifer contribution to the diet of *Eudiaptomus gracilis* (G. O. SARS, 1863) (Copepoda, Calanoida). *Crustaceana*, 85, 1421-1429.
- Soto, D. and Hurlbert, S. H. (1991a) Long-term experiments on calanoid—cyclopoid interactions. *Ecol. Monogr.*, 61, 245-265.
- Soto, D. and Hurlbert, S. H. (1991b) Short term experiments on calanoid-cyclopoid-phytoplankton interactions. *Hydrobiologia*, 215, 83-110.
- Soto, D. X., Wassenaar, L. I. and Hobson, K. A. (2013) Stable hydrogen and oxygen isotopes in aquatic food webs are tracers of diet and provenance. *Funct. Ecol.*, 27, 535-543.
- Sprules, W. G. (1977) Crustacean zooplankton communities as indicators of limnological conditions: an approach using principal component analysis. *J. Fish. Res. Board Can.*, 34, 962-975.



- Sprules, W. G. and Bowerman, J. E. (1988) Omnivory and food chain length in zooplankton food webs. *Ecology*, 69, 418-426.
- Stapanian, M. A., Madenjian, C. P. and Tost, J. (2007) Regional differences in size-at-age of the recovering burbot (*Lota lota*) population in Lake Erie. *J. Great Lakes Res.*, 33, 91-102.
- Stockwell, J. D. and Johannsson, O. E. (1997) Temperature-dependent allometric models to estimate zooplankton production in temperate freshwater lakes. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 54, 2350-2360.
- Stoecker, D. K. and Capuzzo, J. M. (1990) Predation on protozoa: its importance to zooplankton. *J. Plankton Res.*, 12, 891-908.
- Svensson, J. E. (1995) Predation risk increases with clutch size in a copepod. *Funct. Ecol.*, 9, 774-777.
- Swadling, K., Gibson, J. E., Pienitz, R., *et al.* (2001) Biogeography of copepods in lakes and ponds of subarctic Québec, Canada. *Hydrobiologia*, 453-454, 341-350.
- Syväranta, J. and Rautio, M. (2010) Zooplankton, lipids and stable isotopes: importance of seasonal, latitudinal, and taxonomic differences. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 67, 1721-1729.
- Szeinfeld, E. V. (1991) Cannibalism and intraguild predation in clupeoids. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 79, 17-26.
- Taipale, S. J., Kainz, M. J. and Brett, M. T. (2015) A low  $\omega$ -3: $\omega$ -6 ratio in *Daphnia* indicates terrestrial resource utilization and poor nutritional condition. *J. Plankton Res.*, 37, 596-610.
- Taipale, S. J., Vuorio, K., Brett, M. T., *et al.* (2016) Lake zooplankton  $\delta^{13}\text{C}$  values are strongly correlated with the  $\delta^{13}\text{C}$  values of distinct phytoplankton taxa. *Ecosphere*, 7, e01392- 1002/ ecs2.1392.
- Tanentzap, A. J., Kielstra, B. W., Wilkinson, G. M., *et al.* (2017) Terrestrial support of lake food webs: Synthesis reveals controls over cross-ecosystem resource use. *Sci. Adv.*, 3, e1601765.
- Tanentzap, A. J., Szkokan-Emilson, E. J., Kielstra, B. W., *et al.* (2014) Forests fuel fish growth in freshwater deltas. *Nat. Commun.*, 5, 4077.

- Thackeray, S., George, D. G., Jones, R., *et al.* (2006) Statistical quantification of the effect of thermal stratification on patterns of dispersion in a freshwater zooplankton community. *Aquat. Ecol.*, 40, 23-32.
- Thackeray, S., Jones, I. and Maberly, S. (2008) Long - term change in the phenology of spring phytoplankton: species - specific responses to nutrient enrichment and climatic change. *J. Ecol.*, 96, 523-535.
- Thackeray, S. J. (2012) Mismatch revisited: what is trophic mismatching from the perspective of the plankton? *J. Plankton Res.*, 34, 1001-1010.
- Thackeray, S. J., Henrys, P. A., Hemming, D., *et al.* (2016) Phenological sensitivity to climate across taxa and trophic levels. *Nature*, 535, 241.
- Tordesillas, D. T., Paredes, P. M. F., Villaruel, K. P. E., *et al.* (2017) Effects of food concentration on the reproductive capacity of the invasive freshwater calanoid copepod *Arctodiaptomus dorsalis* (Marsh, 1907) in the Philippines. *J. Crustacean. Biol.*, 1-6.
- Torke, B. (2001) The distribution of calanoid copepods in the plankton of Wisconsin lakes. *Hydrobiologia*, 453, 351-365.
- Toscano, B. J., Hin, V. and Rudolf, V. H. W. (2017) Cannibalism and Intraguild Predation Community Dynamics: Coexistence, Competitive Exclusion, and the Loss of Alternative Stable States. *Am. Nat.*, 190, 617-630.
- Toscano, B. J., Rombado, B. R. and Rudolf, V. H. W. (2016) Deadly competition and life-saving predation: the potential for alternative stable states in a stage-structured predator-prey system. *Proc. R. Soc. B*, 283, 2016154.
- Tóth, L. G. and Kato, K. (1996) Development of *Eodiaptomus japonicus* Burckhardt (Copepoda, Calanoida) reared on different sized fractions of natural plankton. *J. Plankton Res.*, 18, 819-834.
- Tóth, L. G. and Zánkai, N. P. (1985) Feeding of *Cyclops vicinus* (Uljanin) (Copepoda, Cyclopoida) in Lake Balaton on the basis of gut content analyses. *Hydrobiologia*, 122, 251-260.
- Tóth, L. G., Zánkai, N. P. and Messner, O. M. (1987) Alga consumption of four dominant planktonic crustaceans in Lake Balaton (Hungary). *Hydrobiologia*, 145, 323-332.
- Turschak, B. A. and Bootsma, H. A. (2015) Lake Michigan trophic structure as revealed by stable C and N isotopes. *J. Great Lakes Res.*, 41, 185-196.

- Turschak, B. A., Bunnell, D., Czesny, S., *et al.* (2014) Nearshore energy subsidies support Lake Michigan fishes and invertebrates following major changes in food web structure. *Ecology*, 95, 1243-1252.
- Twombly, S. (1994) Comparative demography and population dynamics of two coexisting copepods in a venezuelan floodplain lake. *Limnol. Oceanogr.*, 39, 234-247.
- Twombly, S. and Burns, C. W. (1996a) Effects of food quality on individual growth and development in the freshwater copepod *Boeckella triarticulata*. *J. Plankton Res.*, 18, 2179-2196.
- Twombly, S. and Burns, C. W. (1996b) Exuvium Analysis: A Nondestructive Method of Analyzing Copepod Growth and Development. *Limnol. Oceanogr.*, 41, 1324-1329.
- Twombly, S., Clancy, N. and Burns, C. W. (1998) Life history consequences of food quality in the freshwater copepod *Boeckella triarticulata*. *Ecology*, 79, 1711-1724.
- Twombly, S. and Tisch, N. (2000) Body size regulation in copepod crustaceans. *Oecologia*, 122, 318-326.
- Twombly, S., Wang, G. and Hobbs, N. T. (2007) Composite forces shape population dynamics of copepod crustaceans. *Ecology*, 88, 658-670.
- Vadadi-Fülöp, C. and Hufnagel, L. (2014) Climate change and plankton phenology in freshwater: current trends and future commitments. *J. Limnol.*, 73, 1-16.
- van den Bosch, F., De Roos, A. M. and Gabriel, W. (1988) Cannibalism as a life boat mechanism. *J. Math. Biol.*, 26, 619-633.
- van den Bosch, F. and Gabriel, W. (1991) The impact of cannibalism on the population dynamics of cyclopoid copepods. *Verh. Int. Ver. Limnol.*, 24, 2848-2850.
- van den Bosch, F. and Gabriel, W. (1997) Cannibalism in an age-structured predator-prey system. *Bull. Math. Biol.*, 59, 551-567.
- van den Bosch, F. and Santer, B. (1993) Cannibalism in *Cyclops abyssorum*. *Oikos*, 67, 19-28.
- Vander Zanden, H. B., Soto, D. X., Bowen, G. J., *et al.* (2016) Expanding the isotopic toolbox: applications of hydrogen and oxygen stable isotope ratios to food web studies. *Front. Ecol. Evol.*, 4, 20.

- Vander Zanden, M. J. and Rasmussen, J. B. (2001) Variation in  $\delta^{15}\text{N}$  and  $\delta^{13}\text{C}$  trophic fractionation: implications for aquatic food web studies. *Limnol. Oceanogr.*, 46, 2061-2066.
- Vanderploeg, H., A. Pothoven, S., Krueger, D., *et al.* (2015) Spatial and predatory interactions of visually preying nonindigenous zooplankton and fish in Lake Michigan during midsummer. *J. Great Lakes Res.*, 41, 125-142.
- Vanderploeg, H. A., Gardner, W. S., Parrish, C. C., *et al.* (1992) Lipids and life-cycle strategy of a hypolimnetic copepod in Lake Michigan. *Limnol. Oceanogr.*, 37, 413-424.
- Vanderploeg, H. A., Paffenhöfer, G.-A. and Liebig, J. R. (1988) *Diaptomus* vs. net phytoplankton: effects of algal size and morphology on selectivity of a behaviorally flexible, omnivorous copepod. *B. Mar. Sci.*, 43, 377-394.
- Vanderploeg, H. A., Pothoven, S. A., Fahnenstiel, G. L., *et al.* (2012) Seasonal zooplankton dynamics in Lake Michigan: Disentangling impacts of resource limitation, ecosystem engineering, and predation during a critical ecosystem transition. *J. Great Lakes Res.*, 38, 336-352.
- Vanni, M. J. (1986) Fish predation and zooplankton demography: indirect effects. *Ecology*, 67, 337-354.
- Vanni, M. J. (1988) Freshwater zooplankton community structure: introduction of large invertebrate predators and large herbivores to a small-species community. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 45, 1758-1770.
- Velthuis, M., de Senerpont Domis, L. N., Frenken, T., *et al.* (2017) Warming advances top-down control and reduces producer biomass in a freshwater plankton community. *Ecosphere*, 8, e01651.
- Ventura, M. and Catalan, J. (2008) Incorporating life histories and diet quality in stable isotope interpretations of crustacean zooplankton. *Freshw. Biol.*, 53, 1453-1469.
- Verbitsky, V. B., Lazareva, V. I., Medyantseva, E. N., *et al.* (2017) Insights into thermal preferences of copepods in nature using the horizontal gradient method. *J. Plankton Res.*, 39, 849-859.
- Vidal, J. (1980a) Physioecology of zooplankton. I. Effects of phytoplankton concentration, temperature, and body size on the growth rate of *Calanus pacificus* and *Pseudocalanus* sp. *Mar. Biol.*, 56, 111-134.

- Vidal, J. (1980b) Physioecology of zooplankton. II. Effects of phytoplankton concentration, temperature, and body size on the development and molting rates of *Calanus pacificus* and *Pseudocalanus* sp. *Mar. Biol.*, 56, 135-146.
- Vijverberg, J. and Richter, A. F. (1982) Population dynamics and production of *Acanthocyclops robustus* (Sars) and *Mesocyclops leuckarti* (Claus) in Tjeukemeer. *Hydrobiologia*, 95, 261-274.
- Vlah, M. J., Holtgrieve, G. W. and Sadro, S. (2017) Low Levels of Allochthony in Consumers Across Three High-Elevation Lake Types. *Ecosystems*, 1-17.
- Von Elert, E. and Stampfl, P. (2000) Food quality for *Eudiaptomus gracilis*: the importance of particular highly unsaturated fatty acids. *Freshw. Biol.*, 45, 189-200.
- Waervagen, S. B. and Nilssen, J. P. (2010) Life histories and seasonal dynamics of common boreal pelagic copepods (Crustacea, Copepoda) inhabiting an oligotrophic Fennoscandian lake. *J. Limnol.*, 69, 311-332.
- Wagner, C. and Adrian, R. (2011) Consequences of changes in thermal regime for plankton diversity and trait composition in a polymictic lake: a matter of temporal scale. *Freshw. Biol.*, 56, 1949-1961.
- Warren, G. J. (1985) Predaceous feeding habits of *Limnocalanus macrurus*. *J. Plankton Res.*, 7, 537-552.
- Watkins, J. M., Collingsworth, P. D., Saavedra, N. E., *et al.* (2017) Fine-scale zooplankton diel vertical migration revealed by traditional net sampling and a Laser Optical Plankton Counter (LOPC) in Lake Ontario. *J. Great Lakes Res.*, 43, 804-812.
- Watras, C. J. (1983) Reproductive cycles in diaptomid copepods: effects of temperature, photocycle, and species on reproductive potential. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 40, 1607-1613.
- Watson, N. H. F. (1974) Zooplankton of the St. Lawrence Great Lakes—species composition, distribution, and abundance. *J. Fish. Res. Board Can.*, 31, 783-794.
- Watson, N. H. F. (1976) Seasonal distribution and abundance of crustacean zooplankton in Lake Erie, 1970. *J. Fish. Res. Board Can.*, 33, 612-621.

- Weydmann, A., Walczowski, W., Carstensen, J., *et al.* (2018) Warming of Subarctic waters accelerates development of a key marine zooplankton *Calanus finmarchicus*. *Glob. Change Biol.*, 24, 172-183.
- Wiackowski, K., Brett, M. T. and Goldman, C. R. (1994) Differential effects of zooplankton species on ciliate community structure. *Limnol. Oceanogr.*, 39, 486-492.
- Wilkinson, G. M., Carpenter, S. R., Cole, J. J., *et al.* (2013a) Terrestrial support of pelagic consumers: patterns and variability revealed by a multilake study. *Freshw. Biol.*, 58, 2037-2049.
- Wilkinson, G. M., Cole, J. J. and Pace, M. L. (2015) Deuterium as a food source tracer: Sensitivity to environmental water, lipid content, and hydrogen exchange. *Limnol. Oceanogr. Methods*, 13, 213-223.
- Wilkinson, G. M., Pace, M. L. and Cole, J. J. (2013b) Terrestrial dominance of organic matter in north temperate lakes. *Global. Biogeochem. Cy*, 27, 43-51.
- Williamson, C. E. (1983) Invertebrate predation on planktonic rotifers. *Hydrobiologia*, 104, 385-396.
- Williamson, C. E. and Butler, N. M. (1986) Predation on rotifers by the suspension feeding calanoid copepod *Diaptomus pallidus*. *Limnol. Oceanogr.*, 31, 393-402.
- Williamson, C. E. and Vanderploeg, H. A. (1988) Predatory suspension-feeding in *Diaptomus*: prey defenses and the avoidance of cannibalism. *B. Mar. Sci.*, 43, 561-572.
- Winder, M., Berger, S. A., Lewandowska, A., *et al.* (2012) Spring phenological responses of marine and freshwater plankton to changing temperature and light conditions. *Mar. Biol.*, 159, 2491-2501.
- Winder, M. and Jassby, A. D. (2011) Shifts in Zooplankton Community Structure: Implications for Food Web Processes in the Upper San Francisco Estuary. *Estuaries Coasts*, 34, 675-690.
- Winder, M. and Schindler, D. E. (2004) Climatic effects on the phenology of lake processes. *Glob. Change Biol.*, 10, 1844-1856.
- Winder, M., Schindler, D. E., Essington, T. E., *et al.* (2009) Disrupted seasonal clockwork in the population dynamics of a freshwater copepod by climate warming. *Limnol. Oceanogr.*, 54, 2493-2505.

- Winder, M. and Sommer, U. (2012) Phytoplankton response to a changing climate. *Hydrobiologia*, 698, 5-16.
- Wissel, B., Boeing, W. J. and Ramcharan, C. W. (2003) Effects of water color on predation regimes and zooplankton assemblages in freshwater lakes. *Limnol. Oceanogr.*, 48, 1965-1976.
- Wong, C. K. and Sprules, W. G. (1985) Size-selective feeding by the predatory copepod *Epischura lacustris* Forbes. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 42, 189-193.
- Yan, N. and Pawson, T. (1997) Changes in the crustacean zooplankton community of Harp Lake, Canada, following invasion by *Bythotrephes cederstroemi*. *Freshw. Biol.*, 37, 409-425.
- Yang, B., Young, J., Brown, L., *et al.* (2017) High-Frequency Observations of Temperature and Dissolved Oxygen Reveal Under-Ice Convection in a Large Lake. *Geophys. Res. Lett.*, 44, 12,218-12,226.
- Zamora-Terol, S., Kjellerup, S., Swaethorp, R., *et al.* (2014) Population dynamics and production of the small copepod *Oithona* spp. in a subarctic fjord of West Greenland. *Polar. biol.*, 37, 953-965.
- Zánkai, N. P. (1991) Feeding of nauplius stages of *Eudiaptomus gracilis* on mixed plastic beads. *J. Plankton Res.*, 13, 437-453.
- Zánkai, N. P. (1994) Feeding of copepodite and adult stages of *Eudiaptomus gracilis* (G.o. Sars, 1863) (Copepoda, Calanoida) on mixed plastic beads. *Crustaceana*, 66, 90-109.
- Zigah, P., Minor, E., Werne, J., *et al.* (2012) An isotopic ( $\Delta^{14}\text{C}$ ,  $\delta^{13}\text{C}$ , and  $\delta^{15}\text{N}$ ) investigation of the composition of particulate organic matter and zooplankton food sources in Lake Superior and across a size-gradient of aquatic systems. *Biogeosciences*, 9, 3663-3678





